

Zu Struktur und Funktion der
Antennendrüsen einiger Gammaridae
(AMPHIPODA, CRUSTACEA)

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
des Fachbereichs Biologie (23)
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Barbara Tobolla
aus Berlin

1976



Digitized by the Internet Archive
in 2026

**Zu Struktur und Funktion der
Antennendrüsen einiger Gammaridae
(AMPHIPODA, CRUSTACEA)**

Inaugural - Dissertation

**zur Erlangung der Doktorwürde
des Fachbereichs Biologie (23)
der Freien Universität Berlin**



vorgelegt von

Barbara Tobolla

aus Berlin

1976

1. Gutachter: Professor Dr. G. Kümmel
2. Gutachter: Professor Dr. J. Brandenburg

Tag der letzten mündlichen Prüfung: 1. Dezember 1976



Für die Überlassung des Themas sowie für freundliche Unterstützung danke ich Herrn Professor Dr. G. Kümmel.

Weiterhin danke ich Frau I. Fischer, die mir bei der Durchführung der experimentellen Arbeiten behilflich war.

Diese Arbeit wurde am Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle Morphologie angefertigt.

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. EINLEITUNG	1
2. MATERIAL UND METHODE	6
2.1 Material	6
2.2 Methode	7
2.2.1 Lichtmikroskopie	7
2.2.2 Elektronenmikroskopie	8
2.2.3 Anpassungsversuch	10
3. ERGEBNISSE	12
3.1 Allgemeine Betrachtungen	12
3.2 Sacculus	13
3.2.1 Lichtmikroskopie	13
3.2.2 Elektronenmikroskopie	14
3.3 Trichterapparat	20
3.3.1 Lichtmikroskopie	20
3.3.2 Elektronenmikroskopie	22
3.4 Nephridialkanal	26
3.4.1 Lichtmikroskopie	26
3.4.2 Elektronenmikroskopie	29
3.5 Ausführgang	36
3.5.1 Lichtmikroskopie	36
3.5.2 Elektronenmikroskopie	37
3.6 Anpassungsversuch	38
4. DISKUSSION	40
5. ZUSAMMENFASSUNG	68
6. LITERATURVERZEICHNIS	69

1. EINLEITUNG

Amphipoden stellen eine wichtige Tiergruppe in der Epifauna der Gezeitenzone dar. Vorherrschend unter diesen Amphipoden sind Angehörige der Familie Gammaridae.

Besonderes Interesse wecken hier nah verwandte Vertreter der Gattung Gammarus, die in Gebieten mit einem weiten Spielraum von Salzkonzentrationen leben: vom Süßwasser bis zum Meerwasser.

Es gibt Formen, die überwiegend in den salzhaltigeren Zonen leben, z.B. *G.oceanicus*, *G.locusta* und *Marinogammarus*; andere Arten leben vorzugsweise in Brackwasser, z.B. *G.salinus*, *G.zaddachi*, *G.duebeni*; wiederum andere Vertreter existieren nur im Süßwasser, z.B. *G.pulex*.

Physiologische Versuche (BEADLE u. CRAGG 1940, LOCKWOOD 1961, WERNTZ 1963) haben gezeigt, daß ein Teil dieser euryhalinen und marinen Gammariden in der Lage ist, bis zu einem bestimmten Salzgehalt des Mediums ihre Körperflüssigkeitskonzentration hyperton zu halten und in diesem Bereich einen der Hämolymphe gegenüber hypotonen Harn auszuscheiden. Oberhalb eines bestimmten Salzgehaltes des Mediums werden Hämolymphe und Urin isosmotisch und annähernd isosmotisch mit dem Medium. Für *G.duebeni* werden z.B. folgende Werte angegeben:

Mediumskonz. (Seewasser)	Hämolympfkonz.	Urinkonz.
mM / 1 NaCl	mM / 1 NaCl	mM / 1 NaCl
10	270	100
50	280	160
100	290	240
200	320	310
300	350	350
500	500	?

(LOCKWOOD 1961, BEADLE u. CRAGG 1940)

Diese Versuche zeigen, daß bestimmte Regulationssysteme (Regulationsmechanismen) vorhanden sein müssen, die den Tieren eine Anpassung an die verschiedenen - unter Umständen schnell schwankenden - Salzgehaltsstufen ermöglichen.

Tiere, deren Hämolymphe hyperton ist, müssen mit zwei physiologischen Problemen fertig werden:

1. Solute gehen ständig an das verdünnte Medium durch Diffusion und Filtration verloren,
2. Wasser strömt ständig in das Tier ein aufgrund der inneren höheren Konzentration.

Ohne Schutzvorrichtungen bzw. Regulationssysteme würde sich die osmotische Konzentration der Körperflüssigkeit so stark verringern, daß die normalen Funktionen der Körperzellen nicht mehr ablaufen würden, es sei denn, die Zellen könnten sich auf verschiedene osmotische Konzentrationen der Körperflüssigkeiten einstellen.

Der Organismus hat nun verschiedene Möglichkeiten entwickelt, einem ständig starken Wassereinstrom bzw. einem großen Salzverlust entgegenzuwirken:

1. Der Konzentrationsunterschied zwischen der Körperflüssigkeit und dem Medium wird möglichst niedrig gehalten, bzw. der Salzgehalt der Körperflüssigkeit wird herabgesetzt. Für Gammariden, die in verschiedenen Biotopen leben, werden folgende Daten angegeben:

Art	Mediumskonz.	Hämolympchkonz.
	mM / 1 NaCl	mM / 1 NaCl
<i>G.oceanicus</i>	60 - 120	294 - 324
<i>G.zaddachi</i>	10	252
<i>G.duebeni</i> (Brackwasser)	10	273
<i>G.duebeni</i> (Süßwasser)	0,3 - 0,5	225
<i>G.pulex</i>	0,3 - 0,5	135

(SUTCLIFFE 1968)

2. Die Körperoberfläche wird möglichst wasserundurchlässig gemacht, bzw. läßt nur einen langsamen Wassereinstrom zu (z.B. durch Schutzeinrichtung Kutikula).
3. Durch das verstärkte osmotische Eindringen von Wasser in das Tier steigt die Harnproduktion. Hierdurch werden sowohl das Volumen des Tieres als auch die Konzentration der Körperflüssigkeit reguliert.
4. Bei der vermehrten Harnproduktion gingen bzw. gehen viele Ionen verloren, die für das Tier noch brauchbar sind, wären nicht Vorrichtungen vorhanden, die diesem Verlust entgegenwirken bzw. ihn ausgleichen.

Zum einen besteht die Möglichkeit, aktiv Ionen aus dem Medium aufzunehmen entgegen einem Konzentrationsgefälle. Bei Organismen, deren Körperoberfläche für Wasser und Salze relativ undurchlässig ist, z.B. bei Crustaceen, erfolgt diese Salzaufnahme überwiegend an den Kiemen, wie es u.a. für *G. oceanicus* (MILNE 1973, LOCKWOOD et al. 1973) nachgewiesen wurde.

Zum anderen werden Salze aktiv aus dem Primärharn zurückgewonnen. Ein Vorgang, der bei der Passage des Urins durch den Nephridialkanal des Exkretionsorgans abläuft. Man kann im ersten Ansatz annehmen, daß, je länger dieser Nephridialkanal ist, desto mehr Ionen rückresorbiert werden können und desto verdünnter der ausgeschiedene Harn werden kann.

Bei einer ganzen Reihe von Crustaceen, besonders bei Entomostracen und primitiven Malacostracen, sind zwischen nahe verwandten Arten aus Meer- und Süßwasser Unterschiede in bezug auf die Länge des Nephridialkanals festgestellt worden (Lit.s. SCHWABE 1933).

Die marinen Formen weisen einen wesentlich kürzeren Kanal auf als die im Süßwasser lebenden Arten. PETERS (1935)

hat z.B. festgestellt, daß dem Hummer, *Homarus vulgaris*, gegenüber dem Flußkreb, *Potamobius fluviatilis*, ein großer Teil des Nephridialkanals fehlt. Auch bei Gammariden fand man Unterschiede in den Nephridialkanallängen. So gibt HYNES (1954) folgende Längen für gleichgroße Exemplare der verschiedenen Arten an:

	♂ mm	♀ mm
<i>G.locusta</i> (marin)	1,6	0,9
<i>G.duebeni</i> (euryhalin)	3,1	2,7
<i>G.pulex</i> (Süßwasser)	4,0	3,3

Schon 1880 wies GROBBEN auf dieses Phänomen hin, das in den folgenden Jahren noch von CLAUS (1886) an Phyllopoden und Ostracoden, von MARCHAL (1892) an Decapoden und von ROGGENHOFER (1909) an Isopoden und Amphipoden beschrieben wurde (Lit.s. SCHWABE 1933).

Eine genaue Erklärung für diese Erscheinung wurde damals noch nicht gegeben. ROGGENHOFER (1909), der *G.locusta* und *G.pulex* untersuchte, vermutete die Ursache in den unterschiedlichen Bedingungen des Mediums. SCHWABE (1933), der sich auch mit diesem Problem an Gammariden auseinandersetzte, erweiterte diese Aussage und führte den Längenunterschied auf die unterschiedliche osmotische Arbeit zurück, die von den Tieren aufgrund des verschiedenen Biotops geleistet werden muß.

Spätere physiologische Versuche an Gammariden, d.h. Konzentrationsbestimmungen der Hämolymphe und des Urins, zeigten, daß die Länge des Nephridialkanals mit der Konzentration des ausgeschiedenen Harns zusammenhängt. Gammariden, die im Süßwasser leben und den längsten Nephridialkanal besitzen, scheiden bei gleicher Mediumskonzentration einen wesentlich verdünnteren Urin aus als die euryhalinen Arten.

Art	Mediums- konz. mM / l NaCl	Hämolymph- konz. mM / l NaCl	Urin- konz. mM / l NaCl	Kanal- länge mm
G.oceanicus	?	300	300	1,6
G.duebeni	14	255	83	3,1
G.duebeni	125	300	220	3,1
G.pulex	14	152	27	4,0
G.pulex	125	190	33	4,0

In diesem Zusammenhang taucht nun das Problem der Harnbildung bei den Gammariden auf, speziell bei den euryhalinen Arten.

Es liegen viele physiologische Daten und auch lichtmikroskopische Untersuchungen über die Antennendrüsen einiger Gammariden vor (GROBBEN 1880, VEJDOVSKY 1901, SCHWABE 1933, SCHORSTEIN 1941). Außer einer elektronenmikroskopischen Arbeit über die Süßwasserart *Gammarus pulex* (MORELLI unveröff.) fehlen jedoch ultrastrukturelle Untersuchungen auf diesem Gebiet.

In der vorliegenden Arbeit soll diese Lücke nun geschlossen werden; es sollen die Strukturen der Antennendrüsen einiger euryhalinen und marinen Gammariden untersucht werden, um folgende Fragen zu klären:

1. Welche Strukturen sind an der Harnbildung beteiligt?
2. Bestehen neben dem Unterschied in der Nephridialkanallänge auch ultrastrukturelle Unterschiede zwischen den Antennendrüsen verschiedener Gammarusarten?
3. Verändert sich die Ultrastruktur der Antennendrüse, wenn das Tier über einen längeren Zeitraum an eine andere Mediumskonzentration angepaßt wird?

2. MATERIAL UND METHODE

2.1 Material

Zur Untersuchung gelangten die Arten:

Gammarus duebeni LILLJEBORG

Gammarus zaddachi SEXTON (sensu SPOONER)

Gammarus salinus SPOONER

Gammarus oceanicus SEGERSTRÅLE

Auf eine Untersuchung der Art *Gammarus pulex* wurde verzichtet, da diese Art zur selben Zeit von Fräulein Morelli untersucht wurde.

Gammarus duebeni stammt aus dem Windebyer Noor bei Eckernförde, einem Brackwassersee, der durch einen schmalen Zufluß mit der Eckernförder Bucht, d.h. mit der Ostsee in Verbindung steht.

Die drei anderen Arten wurden in der Kieler Bucht bei Laboe und Bottsand und im Nord-Ostsee-Kanal bei Holtenau gefangen.

An den Fundstellen von *G.duebeni* trat nur die *duebeni*-Art auf, die drei anderen Arten dagegen kamen nebeneinander vor, wobei aber die eine oder andere Art mengenmäßig überwiegen konnte.

Da die Tiere aus der Kieler Bucht stammten, wurden sie nach dem von KINNE (1954) aufgestellten Bestimmungsschlüssel für die *Gammarus*-arten der Kieler Bucht bestimmt.

Die gefangenen Tiere wurden in belüfteten Glasaquarien gehalten, die in Klimäräumen mit einer Temperatur von $12 \pm 1^{\circ}\text{C}$ standen.

Als Medium diente für *Gammarus duebeni* Wasser vom Windebyer Noor (Osmolarität 120 - 150 mosmol), für die anderen Arten Ostseewasser vom Fundort (Osmolarität 380 und 450 mosmol).

Die Tiere waren einem Tag-Nacht-Rhythmus von 12 Stunden ausgesetzt, sie wurden mit Trockenfutter Tetramarin der Firma Tetra gefüttert.

Alle Arten gelangten in der Gefangenschaft zur Fortpflanzung, wobei für Gammarus duebeni die Haltungsbedingungen am günstigsten zu sein schienen. Die Zucht konnte bisher über zweieinhalb Jahre gehalten werden.

2.2 Methode

2.2.1 Lichtmikroskopie:

Für die Lichtmikroskopie wurden ganze Köpfe von G. duebeni nach Bouin (ROMEIS 1968) fixiert und in Paraplast eingebettet. Die ca. 8 μ m dicken Schnitte wurden mit Azan (ROMEIS 1968) gefärbt und in Malinol eingebettet.

Weiterhin wurden für die lichtmikroskopischen Untersuchungen Präparate verwendet, die nach den unten angegebenen Methoden für die Elektronenmikroskopie hergestellt wurden.

Die Dickschnitte wurden an den unten genannten Schneidegeräten gefertigt. Die Schnittdicke betrug 0,5 μ m, 1,0 μ m und 1,5 μ m. Die Schnitte wurden mit Mallory's-Azur-II-Lösung nach RICHARDSON et al. (1960) gefärbt und in Malinol eingebettet.

Die Schnittserien wurden am Leitz-Mikroskop Dialux, am Leitz-Mikroskop Ortholux und am Wild M 20 (mit Zeichenzusatzgerät) untersucht.

Photographiert wurden die Schnitte mit der Mikro-Aufsatzkamera "Orthomat" der Firma Leica und mit der Reichert Photoautomatik. Folgendes Filmmaterial wurde verwendet:

Ilford 18/10 Din

Agfa Isopan 15 Din, 17 Din, 18 Din

Agfa Ortho 25.

Die Nachvergrößerungen erfolgten am Leitz Focomat.

Die Anzahl der untersuchten Antennendrüsen betrug:

2 Antennendrüsen von *G.zaddachi*

7 Antennendrüsen von *G.salinus*

2 Antennendrüsen von *G.oceanicus*

12 Antennendrüsen an 6 Totalpräparaten von *G.duebeni*.

2.2.2 Elektronenmikroskopie:

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden die Tiere dekapitiert und die Köpfe entweder im Puffergemisch pH 7,4 oder in der Fixierflüssigkeit weiterpräpariert. Hierbei wurden die Köpfe durch einen dorso - ventralen Schnitt halbiert und anschließend die Mundwerkzeuge und der dorsale Kopfbereich abgetrennt, damit die zu fixierenden Stücke möglichst klein wurden und das Fixierungsgemisch besser in das Gewebe eindringen konnte.

Es hat sich als ungünstig erwiesen, die Antennendrüsen herauszupräparieren und alleine zu fixieren, da bei der Präparation zu viele mechanische Beschädigungen des Organs auftraten; denn die Antennendrüse ist an der Kutikula befestigt und kann nicht ohne Zerstörung des Gewebes abgetrennt werden. Außerdem dauerte die Präparation zu lange, so daß die Gefahr von Artefaktenbildung sehr groß war.

Folgende Fixierungs- und Einbettungsmethoden wurden ausprobiert:

1. Vorfixierung in 2,5 %igem Glutaraldehydfixans nach SABATINI (1963) bei pH 7,2, $T = 4^{\circ}\text{C}$, Dauer 2 Stunden.
Nachfixierung mit 1 %iger oder 2 %iger Osmiumsäure nach PALADE (1952) bei pH 7,2, $T = 4^{\circ}\text{C}$, Dauer 2 Stunden.

Durch Zugabe von NaCl wurde die Osmolarität der Fixierlösungen auf 400 mosmol eingestellt.

2. Vorfixierung in 2,5 %igem Glutaraldehydfixans nach SABATINI (1963) bei pH 7,4, $T = 4^{\circ}\text{C}$, Dauer 2 Stunden. Nachfixierung mit 2 %iger Osmiumsäure in 0,1 m Phosphatpuffer nach SÖRENSEN bei pH 7,4, $T = 4^{\circ}\text{C}$, Dauer 2 Stunden.

Durch Zugabe von NaCl wurden verschiedene Osmolaritätsstufen der Fixierlösungen hergestellt: 410 mosmol

520 mosmol

660 mosmol.

3. Vorfixierung in 2,5 %igem Glutaraldehyd in 0,1 m Phosphatpuffer nach SÖRENSEN bei pH 7,4, $T = 4^{\circ}\text{C}$, Dauer 2 Stunden. Nachfixierung in 2 %iger Osmiumsäure in 0,1 m Phosphatpuffer nach SÖRENSEN bei pH 7,4, $T = 4^{\circ}\text{C}$, Dauer 2 Stunden. Diese Fixierung wurde einmal bei einer Osmolarität von 510 mosmol und einmal von 620 mosmol (eingestellt mit NaCl) durchgeführt.

4. Fixierung in 2 %iger Osmiumsäure in 0,1 m Phosphatpuffer nach SÖRENSEN bei pH 7,4, $T = 4^{\circ}\text{C}$, Dauer 2,5 Stunden. Diese Fixierung wurde bei folgenden Osmolaritäten durchgeführt, eingestellt mit NaCl: 400 mosmol

500 mosmol

570 mosmol

620 mosmol.

Für die Fixierung von G.duebeni wurden folgende Osmolaritäten eingestellt: 260 mosmol

400 mosmol

560 mosmol.

Alle Osmolaritäten wurden am Halbmikroosmometer der Firma Knauer ermittelt.

Entsprechend der Löslichkeit des Einbettungsmittels wurden die Objekte in Äthanol oder Aceton steigender Konzentration entwässert und in Araldit (Firma Serva) oder Mikropal (Firma Ferrak) eingebettet.

Die unter 4. genannten Fixierungen ergaben die besten Ergebnisse, so daß zum großen Teil Objekte dieser Reihe für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen verwendet wurden.

Alle Objekte wurden mit Glasmessern - hergestellt am LKB-Knife-Maker - am LKB-Ultratome III und am Reichert OmU2 - geschnitten; die Schnittdicke betrug ca. 600 - 900 Å. Anschließend wurden die Schnitte 1,5 Stunden mit Uranylacetat (STRUGGER 1956) und 15 Min. mit Bleicitrat nach REYNOLDS (1963) kontrastiert. Die Untersuchung der Schnitte erfolgte am Zeiss EM 9 A und EM 9 S.

Die Nachvergrößerung der Negativplatten erfolgte am Agfa Varioscop.

2.2.3 Anpassungsversuch

Um festzustellen, ob sich die Ultrastruktur der Antennendrüsen in Abhängigkeit von der Mediumskonzentration ändert, wurden Exemplare der Art *G. duebeni* über einen Zeitraum von 10 Wochen stufenweise an verschiedene Mediumskonzentrationen adaptiert. *G. duebeni* wurde ausgewählt, weil diese Art die größte Toleranzbreite für wechselnde Mediumskonzentrationen aufzeigte und weil über diese Art die meisten physiologischen Daten vorlagen.

Die verschiedenen Medien wurden durch Mischen von Ostseewasser bzw. Süßwasser mit Helgoländer Meerwasser hergestellt. Es wurden nur die Osmolaritäten der Medien, nicht aber der Salzgehalt der Medien gemessen. Folgende Endosmolaritäten der Medien wurden hergestellt:

50 mosmol
400 mosmol
900 mosmol.

Als Blindversuch lief die ursprüngliche Mediumskonzentration von 120 mosmol mit. Die Tiere blieben jeweils 6 Wochen in der Endstufe. Im übrigen waren die Haltungsbedingungen so

wie oben angegeben. Aufgrund von Werten aus der Literatur über die Hämolympfkonzentrationen von *G.duebeni* bei verschiedenen Mediumskonzentrationen (BEADLE u. CRAGG 1940) wurde versucht, für die Fixierlösungen Osmolaritäten zu finden und herzustellen, die den Hämolympfkonzentrationen angeglichen waren.

Medium mosmol	Fixierlösung mosmol
50	300
120	350
400	430
900	920

Fixiert wurde nach Methode 4, entwässert in Aceton steigender Konzentration und eingebettet in Mikropal. Im übrigen wurde verfahren wie oben angegeben.

Die Anzahl aller elektronenmikroskopisch untersuchten Antennendrüsen betrug:

- 9 Antennendrüsen von *G.duebeni*
- 16 Antennendrüsen von *G.zaddachi*
- 15 Antennendrüsen von *G.salinus*
- 5 Antennendrüsen von *G.oceanicus*
- 12 Antennendrüsen von *G.duebeni* vom Anpassungsversuch.

3. ERGEBNISSE

3.1 Allgemeine Betrachtungen

Die Gammariden besitzen als Exkretionsorgane paarige Antennendrüsen, die ventro-lateral in den Basen der zweiten Antennen liegen (Abb. I und II).

Jede Antennendrüse besteht, wie schon GROBBEN (1880 in VEJDOVSKY 1901) und VEJDOVSKY (1901) beschrieben, aus drei verschiedenen Abschnitten, die sich sowohl in der embryologischen Herkunft als auch in ihrer Funktion voneinander unterscheiden:

dem Sacculus (Coelomsäckchen),
dem Nephridialkanal,
dem Ausführgang.

Eine Harnblase, wie sie für Decapoden beschrieben wird, fehlt den Gammariden.

Der blindgeschlossene Sacculus bildet den Anfangsteil der Drüse und liegt cranial-lateral dicht unter der Epidermis. An ihn schließt sich unter Vermittlung eines "Nephrostoms" der mehr oder weniger stark gewundene Nephridialkanal, der bei den untersuchten Arten in zwei Schleifen dicht am bzw. um den Sacculus verläuft (Abb. 1a, 1b, 15). Bei der Süßwasserart *Gammarus pulex* weist der Kanal dagegen drei große Windungen auf (SCHWABE 1933). Auffallend am Nephridialkanal sind die in der älteren Literatur als "Drüsenzellen" (VEJDOVSKY 1901) bezeichneten Zellen, die direkt am Kanal sitzen und ihn über seine ganze Länge begleiten.

Der letzte Teil der Antennendrüse, der Ausführgang, zieht sich durch eine konische, bewegliche Papille, die ventral am 2. Glied der 2. Antenne sichtbar wird, und mündet in einem Exkretionsporus nach außen (Abb. I und II). Die ganze Antennendrüse ist an der Epidermis festgeheftet.

Die Blutversorgung der Antennendrüse erfolgt durch die Aorta anterior, die sich am Oberschlundganglion aufteilt und dieses Ganglion als Ring umgibt, sich wieder vereinigt und anschließend wieder als Ring um den Oesophagus verläuft (BRONN 1901, KLÖVEKORN 1935). Von beiden Ringen zweigen paarige Gefäße ab, die zum einen in die 1. Antenne, zum anderen in die 2. Antenne und schließlich in die Mundwerkzeuge führen. Alle Gefäße enden offen, d.h. die Antennendrüsen werden von einem Blutlakunensystem umgeben, auf dessen Bedeutung in der Diskussion noch näher eingegangen wird.

Im folgenden soll nun die Ultrastruktur der einzelnen Abschnitte der Antennendrüse besprochen werden, wobei jeweils die eigenen Ergebnisse aus der Lichtmikroskopie vorangestellt werden, um die elektronenmikroskopischen Befunde besser einordnen zu können. Das Übergangsstück vom Sacculus zum Nephridialkanal, im Verlauf der Arbeit als Trichterapparat bezeichnet, wird als besonderer Abschnitt behandelt, da dieser Apparat nicht ohne weiteres dem Sacculus oder dem Nephridialkanal zugeordnet werden kann.

Die Ultrastruktur der Antennendrüsen weist bei *G.duebeni*, *G.zaddachi*, *G.salinus* und *G.oceanicus* keine bedeutenden Unterschiede auf. Deshalb werden in der folgenden Darstellung die untersuchten Arten gemeinsam behandelt werden; und die beschriebenen Ergebnisse gelten für alle untersuchten Arten, falls es nicht anders vermerkt ist.

3.2 Sacculus

3.2.1 Lichtmikroskopie

Der Sacculus liegt im vorderen Teil der Antennendrüse und weist eine bohnenförmige Gestalt auf, deren Enden seitlich aufgetrieben sind (Abb. 1a). Er ist im Gegensatz zum Sacculus von *Cambarus affinis* ungekammert (PETERS 1935, MALUF

1939) und zeigt ein großes ununterbrochenes Lumen. Seine äußere (konvexe) Seite liegt dicht unter der lateralen Kopfkutikula und ist an vielen Stellen am Integument befestigt (Abb. 1a, 15). An der konkaven Innenseite ist der Sacculus an Zellen des Nephridialkanals und an den "Begleitzellen" (= "Drüsenzellen" VEJDOVSKY 1901) befestigt, wobei sich die Kontaktstellen über einen großen Bereich erstrecken können. An den Anheftungsstellen wird der Sacculus in Zipfel ausgezogen. Es entsteht dadurch der Eindruck, als sei der Sacculus im Hämolympхраum aufgehängt bzw. aus- gespannt (Abb. 1a).

Mit einem beträchtlichen Teil seiner Fläche grenzt der Sacculus an Blutlakunen, in denen einige freie Zellen gefunden werden.

Von dem Hämolympхраum ist das eigentliche Sacculusepithel durch eine Basalmembran getrennt, die schon von VEJDOVSKY (1901) beschrieben wurde.

Die Wandung des Sacculus besteht aus einem einschichtigen Epithel, dessen Zellen unregelmäßig groß und geformt sind und nur locker miteinander verbunden erscheinen (Abb. 1a, 1b).

Im Cytoplasma liegen auffallend große Kerne, die in manchen Fällen den ganzen Zellkörper auszufüllen scheinen. Die Zellkerne sind überwiegend von kugelig oder wurstförmiger Gestalt, das Cytoplasma erscheint im lichtmikroskopischen Bild wenig strukturiert (Abb. 1a, 1b).

3.2.2 Elektronenmikroskopie

Das elektronenmikroskopische Bild bestätigt, daß die Wandung des Sacculus aus einem einschichtigen ungefalteten Epithel gebildet wird, dessen Zellen nur einem einzigen Zelltyp angehören, und zwar dem der Podocyten. Das Charakteristische dieses Zelltyps ist, daß das Cytoplasma der

Einzelzelle sich im Basalbereich in Ausläufer aufteilt und cytoplasmatische Fortsätze = Pedicellen bildet, die einer Basalmembran aufliegen. Diese Aufspaltung führt zur Bildung von Interzellularräumen zwischen Zelleib und Ausläufern (Abb. 2a, 3, 6).

Bevor auf diese Anordnung und die Beschreibung der Podocyten genauer eingegangen wird, soll zunächst die äußere Umhüllung des Sacculus charakterisiert werden.

Der Sacculus ist an vielen Stellen an der Epidermis befestigt (Abb. 2a, 3). Die Epidermiszellen an diesen Anheftungsstellen zeichnen sich durch den Besitz von 175 - 200 Å dicken Mikrotubuli und Filamenten aus. Diese setzen sowohl am apikalen als auch basalen Zellpol an Hemidesmosomen an (Abb. 2b, 2c).

Das Epithel des Sacculus wird vollständig von einer Basalmembran umhüllt, welche die Podocyten und das Sacculuslumen vom Hämolympхраum bzw. den Blutlakunen trennt (Abb. 2a, 3). An einigen Stellen, an denen der Sacculus an die Epidermiszellen, die Nephridialkanalzellen und die "Drüsenzellen" grenzt bzw. an ihnen befestigt ist, geht die Basalmembran des Sacculus direkt über in die Basalmembran der angrenzenden Epithelien. In diesen Bereichen stoßen die benachbarten Zellen direkt aneinander und werden von der Basalmembran umhüllt (Abb. 4).

Die Basalmembran weist in Bereichen, in denen die Pedicellen quer geschnitten sind, eine Dicke von ca. 0,07 µm - 0,25 µm auf (Abb. 9a - 9e). Man trifft allerdings auch häufig Bereiche, in denen die Basalmembran wesentlich stärker erscheint und zwar ca. 0,4 µm - 0,8 µm. Hierfür muß angenommen werden, daß die Basalmembran tangential geschnitten wurde, da die Pedicellen hier ebenfalls tangential angeschnitten sind.

Aufgrund einiger Aufnahmen kann angenommen werden, daß die Basalmembran aus drei Schichten aufgebaut ist (Abb. 5, 9a, 10a, 13a): einer elektronendichten mittleren Schicht und zwei weniger elektronendichten äußeren Schichten.

Die mittlere Schicht weist eine Dicke von ca. $350 - 700 \text{ \AA}$ auf, die beiden anderen Schichten jeweils von ca. $700 \text{ \AA}$. Innerhalb der Schichten ist eine feine Fibrillenstruktur feststellbar, die vor allen Dingen auf Tangentialschnitten sichtbar wird (Abb. 10a - 12b). Die Fibrillen verlaufen parallel zueinander und sind ca. $50 - 80 \text{ \AA}$ dick (Abb. 12b). Angaben über die Länge sind schwer zu machen, da man nicht weiß, ob die Fibrillen über ihre ganze Länge getroffen sind.

Die Fibrillen scheinen überwiegend parallel zur Membranoberfläche zu verlaufen und in eine amorphe Masse eingebettet zu sein (Abb. 12a). Die Fibrillen der verschiedenen Schichten scheinen über Kreuz angeordnet zu sein (Abb. 10b).

Wie oben schon erwähnt, gehören die Epithelzellen dem Typ der Podocyten an und ähneln damit in ihrer Gestalt den Zellen der Bowmann'schen Kapseln in den Säugetiernieren.

Jeder Zellkörper spaltet sich in seinem basalen Bereich in mehrere Ausläufer auf, die wiederum fingerförmige Fortsätze - Pedicellen - bilden. Die Pedicellen benachbarter Ausläufer verzahnen sich eng miteinander und bilden so ein dichtes Netz, das der Basalmembran aufliegt (Abb. 3, 11a, 12a). Durch diese Aufspaltung der Zellen entsteht ein basales Lückensystem, das durch unterschiedlich breite Interzellularspalten direkt mit dem Sacculuslumen in Verbindung steht.

Anhand von Querschnitten durch den Sacculus läßt sich die Zugehörigkeit einzelner Ausläufer zu bestimmten Zellen schwer feststellen. Flachschnitte dagegen zeigen, daß die Zellen Ausläufer über große Entfernungen entsenden (Abb. 2a, 3).

Häufig sind die Zellmembranen zweier benachbarter Ausläufer oder zweier Zellkörper durch Desmosomen - teilweise septierte Desmosomen (Abb. 5) - verbunden (Abb. 5b, 5c, 12a). Tight junctions konnten nicht beobachtet werden.

Aufgrund des vorliegenden Bildmaterials ließ sich nicht sagen, ob die interzellulären Verbindungen nur zwischen Ausläufern zweier verschiedener Zellen oder auch zwischen Fortsätzen ein und derselben Zelle vorkommen.

Die Pedicellen weisen eine variable Gestalt und Größe auf. Ihr Querschnitt ist größtenteils rund bis oval und weist eine Dicke von $0,05 - 0,10 \mu\text{m}$ auf (Abb. 9a - 9e). Über die Länge lassen sich keine genauen Angaben machen, da nie mit Sicherheit gesagt werden kann, ob die Pedicellen über ihre ganze Länge getroffen wurden. Es werden für die Länge Werte von $0,6 - 1,4 \mu\text{m}$ gemessen. Die Pedicellen, die sich auch verzweigen können, berühren sich nie, sondern sind durch mäanderförmige Schlitzte von $170 - 500 \text{ \AA}$ (Durchschnitt $300 \text{ \AA}$) Breite voneinander getrennt (Abb. 10c, 11a, 12a). Diese Schlitzte werden von einer feinen "Membran" - dem Diaphragma - überspannt, die ca. $60 - 80 \text{ \AA}$ dick ist (Abb. 9a - 9e).

Obwohl diese Abmessung in der Größenordnung der Einheitsmembran liegt, hat sich das Diaphragma nie als Elementarmembran dargestellt (s. Diskussion).

An den Kontaktstellen des Diaphragmas mit der Zellmembran liegt elektronendichtes Material (Abb. 9a).

Auf Tangentialschnitten durch die Pedicellenregion markiert sich das dann auch tangential geschnittene Diaphragma als sehr dünne, feine Linie, die parallel zu den Pedicellenmembranen in der Mitte des Schlitzes verläuft und in amorphes Material eingebettet ist (Abb. 11a, 11b, 12a, 12b). An manchen Stellen werden zwei, drei oder mehr Diaphragmen beobachtet (Abb. 5, 9e).

Die Zellmembran der Podocyten wird von einer Einheitsmembran gebildet, die sich im elektronenmikroskopischen Bild als dreischichtige Struktur darstellt und ca. 80 Å dick ist (Abb. 9c). Diese Membran grenzt das Cytoplasma der Podocyten direkt gegen das Sacculolum ab. Die Grenze erscheint bei schwacher Vergrößerung meistens abgerundet (Abb. 3), weist aber bei stärkerer Vergrößerung viele Einbuchtungen und Vorsprünge auf, auf die weiter unten noch näher eingegangen wird (Abb. 5a, 14).

Der Zellkern der Podocyten liegt im Zentrum bzw. apikalen Bereich der Zellen. Er hat meistens einen runden Querschnitt und glatten Rand, in einigen Fällen kann er aber auch eine gelappte und unregelmäßige Form aufweisen. Ein großer Teil des Chromatins liegt in Ballen an der Peripherie des Kerns, der übrige Teil ist unregelmäßig über das Kernplasma verteilt. Der Nucléolus erscheint häufig rund und kompakt.

Außer dem Kern liegen die üblichen Zellorganellen im Cytoplasma: Mitochondrien, Golgiapparate, Endoplasmatisches Retikulum, Vakuolen verschiedener Größe, lysosomenähnliche Strukturen, Mikrotubuli, Ribosomen.

Im Cytoplasma sind wenige Mitochondrien vorhanden, die unregelmäßig in der Zelle verteilt sind (Abb. 6, 7). Sie gehören überwiegend dem Cristaetyp an, es können aber auch Mitochondrien mit tubulären Einstülpungen vorkommen. Die Mitochondrien sind unterschiedlich groß und unregelmäßig geformt.

Im Zellplasma sind häufig Golgiapparate zu beobachten (Abb. 7). Diese bestehen aus einem Stapel parallel zueinander liegender Zisternen, die von glatten Membranen umschlossen werden. Die Zisternen können flach oder gekrümmt sein, ihre Enden sind vakuolenartig erweitert. Außerdem liegen an den Zisternenrändern viele Vesikel unterschiedlicher Größe. Die Golgikomplexe liegen selten vereinzelt im Cytoplasma, sie

kommen vielmehr in Haufen vor und befinden sich überwiegend in Nähe des Kerns (Abb. 7).

Das Endoplasmatische Reticulum liegt in den Podocyten in zwei verschiedenen Formen vor: als granuläres Endoplasmatisches Reticulum, das einen unregelmäßigen Besatz mit Ribosomen zeigt, und als agranuläres Endoplasmatisches Reticulum (Abb. 6, 7, 8). Die Gestalt des ER kann sehr unterschiedlich sein. Es kommen schlauchförmige, zisternenartige und bläschenförmige Elemente von verschiedener Ausdehnung vor. Vielfach läßt sich nicht sagen, ob es sich um isolierte Vesikel handelt oder um Anschnitte des ER. Diese Frage könnte nur durch Serienschritte beantwortet werden. Die ER-Bestandteile enthalten unterschiedlich elektronendichtes Material.

In diesem Zusammenhang soll das vielfach massenhafte Vorkommen von Vesikeln, Vakuolen und Pinocytosebläschen besprochen werden, durch die die Podocyten unter anderem auch charakterisiert werden.

Während manche Zellregionen mit diesen Zellbestandteilen vollgepackt sind, weisen andere Bereiche eine geringere Anzahl auf (Abb. 3, 12a). Der Durchmesser dieser Organellen schwankt zwischen 0,07 und 0,25 μ m. Die Gestalt reicht von rund über oval bis unregelmäßig. Die Vesikel enthalten mehr oder weniger elektronendichtes Material. Häufig ist die Zellmembran der Podocyten an ihren Ausläufern oder am Zellkörper eingestülpt (Abb. 14). Diese Einstülpungen sind unterschiedlich groß und ähneln coated vesicles; sie sind im extrazellulären Raum mit elektronendichtem, filamentösem Material gefüllt, auf der entsprechenden Seite im Cytoplasma ist der Zellmembran eine ca. 120 Å dicke, elektronendichte Schicht angelagert. Beide Substanzen scheinen dieselbe Elektronendichte zu besitzen.

Neben dem Vakuolenreichtum fällt die große Anzahl lysosomenähnlicher Strukturen auf (Abb. 6, 7, 8). Die morphologische

Identifizierung dieser Zellorganellen fällt außerordentlich schwer, da die Organellen einen sehr unterschiedlichen Charakter haben. Sie sind alle von einer Membran umgeben, die glatt oder wellig verlaufen kann. Ihre Größenordnungen liegen zwischen 0,1 und 1,5 μm . Sie können mit mehr oder weniger elektronendichtem Material bzw. Granula und konzentrisch angeordneten Membranen gefüllt sein; sie liegen als multivesikuläre Körper oder als dense bodies vor. Allein aufgrund der unterschiedlichen morphologischen Struktur können diese Zellorganellen nicht näher bestimmt werden.

Neben den oben genannten Strukturen liegen einige filamentöse und mikrotubulöse Bestandteile verstreut im Cytoplasma. Sie haben einen Durchmesser von 175 - 350 Å und befinden sich hauptsächlich im basalen Bereich der Podocyten (Abb. 9a, 13). Besonders auffällig sind sie in den an den Trichterapparat grenzenden Podocyten (Abb. 20c).

3.3 Trichterapparat

3.3.1 Lichtmikroskopie

An der konkaven Seite des Sacculus, d.h. dorso-lateral, befindet sich der Übergang Sacculus-Nephridialkanal (Abb. 1b, 15). Diese Stelle wird durch sechs große Zellen charakterisiert, die diese Verbindung stark einengen (Abb. 15).

Die Natur und Existenz dieser Zellen wurden schon von VEJDOVSKY (1901) für *G.pulex* und von SCHORSTEIN (1941) für *Marinogammarus marinus* und *G.pulex* beschrieben. Während VEJDOVSKY (1901) annahm, daß es sich um drei von einem Ringmuskel umgebene Zellen handele, die zusammen einen Trichterapparat bildeten, erkannte SCHORSTEIN (1941), daß es sich um insgesamt sechs Zellen handelte, die in zwei Lagen angeordnet sind (Abb. 15).

An dieser Stelle sollen die eigenen lichtmikroskopischen Befunde kurz dargestellt werden, um die elektronenmikroskopischen Ergebnisse besser einordnen zu können.

Die sechs Zellen sind, wie oben erwähnt, in zwei hintereinanderliegenden Lagen angeordnet. Die vordere Lage, bestehend aus drei Zellen, gliedert sich dem Epithelverband des Sacculus ein, die drei hinteren Zellen dagegen grenzen an die Zellen des Nephridialkanals und stehen alternierend zu den vorderen Zellen (Abb. 16). Die vorderen Zellen liegen in bezug auf das Tier folgendermaßen: dorso-median, ventral und lateral, die hinteren Zellen liegen dorsal, median und ventro-lateral. Zwischen sich sparen die Zellen ein Lumen aus, das einerseits direkt mit dem Lumen des Sacculus und andererseits mit dem Lumen des Nephridialkanals kommuniziert (Abb. 15, 16).

Dieses Trichterlumen kann unterschiedlich weit sein (Abb. 17, 18). Die innere Wandung des Trichters wird überwiegend von den hinteren Zellen gebildet (Abb. 15, 16).

Die vorderen Zellen weisen eine scheiben- bis spindelförmige Gestalt auf (Abb. 16, 17), die hinteren Trichterzellen sind von birnenförmiger Gestalt (Abb. 15, 16). Während die Sockel dieser hinteren Zellen in engem Kontakt mit den Nephridialkanalzellen stehen, ragen die Bäuche dieser Zellen frei in das Kanallumen, das in seinem Anfangsteil ampullenartig erweitert erscheint (je nach Schnittrichtung!) (Abb. 15, 16).

Die vorderen Zellen sind ca. $18 - 25 \mu\text{m}$ lang und weisen auf Querschnitten an ihren dicksten Stellen einen Durchmesser von ca. $30 \mu\text{m}$ auf.

Die hinteren Trichterzellen, die durch ihre enorme Größe auffallen, sind ca. $35 - 45 \mu\text{m}$ lang und besitzen in Höhe der Sockel einen Durchmesser von ca. $20 - 25 \mu\text{m}$.

Der Trichter hat eine Gesamtlänge von ca. $55 - 70 \mu\text{m}$ und einen Durchmesser in Höhe der Sacculustrichterzellen von

ca. 33 - 45 (40) μm (Abb. 17), in Höhe der Nephridialkanalzellen von ca. 30 μm (Abb. 18).

Schon lichtmikroskopisch lassen sich bei allen sechs Trichterzellen zwei Bereiche unterscheiden: die basale Zellregion, die sich bei der Färbung mit Mallory - Azur II (RICHARDSON) - dunkel anfärbt und in der fibrilläre Elemente zu erkennen sind, und die apikale Zellzone, die häufig den Zellkern und den größten Teil des Cytoplasmas enthält, das sich heller anfärbt als die basale Region (Abb. 15, 16). Der Zellkern ist überwiegend oval geformt. Der größte Teil des Chromatins liegt peripher, der Rest ist unregelmäßig im Kernplasma verteilt.

Der Trichterapparat ist an der Epidermis, am distalen Nephridialkanal und an den "Drüsenzellen" befestigt.

Die Trichterzellen werden zum Hämolympхраum hin von einer Basalmembran begrenzt, die sich einerseits in die Basalmembran des Sacculus, andererseits in die Basalmembran des Nephridialkanals fortzusetzen scheint.

An den Trichterapparat ziehen Nervenfasern (Abb. 15, 18).

3.3.2 Elektronenmikroskopie

Das elektronenmikroskopische Bild bestätigt im wesentlichen die lichtmikroskopischen Befunde SCHORSTEINS (1941).

Alle sechs Trichterzellen sind als Muskelzellen zu bezeichnen, da sie eine größere Anzahl Myofibrillen enthalten.

Obwohl die drei vorderen Zellen sich dem Epithelverband des Sacculus eingliedern, fehlt ihnen das charakteristische Merkmal der Podocyten: die basale Aufspaltung der Zellen in Ausläufer; entsprechend ist es bei den hinteren Trichterzellen, die keine lateralen bzw. basalen Einfaltungen und keine Mikrovilli besitzen, typische Merkmale der Nephridialkanalzellen.

Wie schon lichtmikroskopisch zu erkennen war, werden die Trichterzellen zum Hämolympdraum hin von einer Basalmembran umschlossen, die einen fibrillären Aufbau zeigt (Abb. 20e) und ca. 0,25 - 0,50 μ m dick ist, in manchen Bereichen aber wesentlich dicker sein kann, ca. 0,8 μ m, wahrscheinlich ist die Membran dann tangential geschnitten. Auch diese Membran weist eine Dreischichtung auf (Abb. 20e); eine elektronendichte mittlere Schicht wird von zwei elektronendünnere Schichten umgeben, und sie scheint u.a. aus Kollagenfasern aufgebaut zu sein (Abb. 23b). Die Basalmembran der Trichterzellen geht sowohl direkt in die Basalmembran des Sacculus als auch des Nephridialkanals und der umgebenden Nervenfasern über (Abb. 20e, 28). Zum Sacculuslumen, Trichterlumen und Nephridialkanallumen werden die Trichterzellen von ihren Zellmembranen begrenzt, die die übliche Struktur einer Elementarmembran aufweisen (Abb. 26, 19). Die Zellmembranen verlaufen unterschiedlich gewellt und weisen an manchen Stellen Vorsprünge in Form von Mikroleisten auf, die in ihrem Inneren ein elektronendichtes Element erkennen lassen (Abb. 19, 26).

Die Zellgrenzen zwischen den Trichterzellen untereinander und zwischen den angrenzenden Zellen - auf der einen Seite den Podocyten, auf der anderen Seite den Nephridialkanalzellen - sind unterschiedlich lang und stark gewunden (Abb. 20a, 20b). Man findet intermembranöse Verbindungen in Form von Zonulae adhaerentes und septierten Desmosomen verschiedenen langer Ausdehnung (Abb. 20b, 20c, 20d, 20f, 20g).

Bei allen sechs Trichterzellen lassen sich zwei Bereiche unterscheiden: die basale - zentrale Zellregion, in der die Myofibrillen liegen, und die apikale bzw. periphere Region, die den Zellkern und den größten Teil des Sarcoplasmas enthält (Abb. 19).

Die Zellkerne können unterschiedlich geformt sein, die Gestalt reicht von kugelig-rund bis oval und gelappt. Das

Chromatin liegt überwiegend peripher, man findet häufig einen Nucleolus.

Im apikalen (peripheren) Sarcoplasmabereich liegen die üblichen Zellorganellen: wenige Mitochondrien, Golgifelder, Lysosomen, freie Ribosomen, α -Glycogen, glattes und rauhes Endoplasmatisches Reticulum, Vakuolen und Mikrotubuli, die keine bevorzugte Ausrichtung erkennen lassen. Auffallend an diesen Bereichen ist der Reichtum an Vakuolen (Vesikel), die unterschiedlich groß und geformt sind und mit mehr oder weniger elektronendichtem Material gefüllt sind. Eine Unterscheidung, ob es sich um Anteile des ER oder um einzelne Vakuolen handelt, ist alleine aufgrund der Struktur nicht zu treffen (Abb. 25a).

Die basalen Zellregionen (Sockel der hinteren Trichterzellen) enthalten Myofibrillen, zahlreiche Mitochondrien, die in Haufen um die Fibrillen liegen, viel Glycogen, viele Mikrotubuli und ein Endoplasmatisches Reticulum, das sich von dem der apikalen Zone zu unterscheiden scheint und deshalb, wie für Muskelzellen üblich, als Sarcoplasmatisches Reticulum bezeichnet werden soll (BENNET u. PORTER 1953 aus FLOREY 1970 S. 434) (Abb. 19, 25b).

Die Anzahl der Mitochondrien in den einzelnen Zellen kann ebenso variieren wie die Anzahl der in ihnen vorhandenen Innenmembranen, wahrscheinlich je nach Funktionszustand der Zelle.

Man findet in allen Trichterzellen zwei Arten von Myofilamenten: eine dicke Sorte (vielleicht = Myosinfilamente) mit einem Durchmesser von ca. 200 - 220 Å und dünnere Elemente (vielleicht = Actinfilamente) mit einem Durchmesser von ca. 55 - 60 Å (Abb. 22a, 24a, 24b).

Die dicken Filamente sind vom Tubulityp, sie weisen einen äußeren elektronendichten Rand auf; das Innere scheint mit weniger elektronendichtem Material gefüllt zu sein (Abb. 24a, 24b).

Die Myofilamente setzen an Hemidesmosomen an, die sich an den basalen Zellmembranen befinden (Abb. 20b, 20d).

Die Myofilamente sind in Fibrillenbündeln angeordnet, die auf Längsschnitten eine Breite von ca. $1\text{ }\mu\text{m}$ aufweisen und in denen die Filamente parallel verlaufen (Abb. 21, 22a, 22b). Auf längsgeschnittenen Myofibrillen erkennt man eine periodische Anordnung der Filamente wie bei quergestreiften Muskelzellen (Abb. 19, 21). In einem Abstand von jeweils ca. $1,7 - 1,8\text{ }\mu\text{m}$ findet man einen elektronendichten Streifen von ca. $0,15 - 0,20\text{ }\mu\text{m}$ Breite, der den Z-Banden quergestreifter Muskelzellen entsprechen könnte (Abb. 22a, 22b). Von diesen dunklen Streifen können zwei Fibrillenbündel in unterschiedliche Richtungen abgehen (Abb. 27).

Neben diesen dunklen Streifen treten manchmal links und rechts hellere, ca. $0,17 - 0,23\text{ }\mu\text{m}$ dicke Zonen auf - es könnte sich hierbei um I-Bande handeln - (Abb. 22b). In der Mitte zwischen zwei "Z-Banden" erkennt man eine lange dunkle Zone, die der A-Bande quergestreifter Muskelzellen entsprechen könnte.

Eine weitere Unterteilung, wie sie für andere Muskelzellen beschrieben wird, konnte nicht beobachtet werden. Je nach Schnittführung der Längsschnitte durch die Fibrillen können zwischen zwei dicken Filamenten ein oder zwei dünne Filamente liegen (Abb. 22a).

Im allgemeinen wird keine gesetzmäßige Anordnung der "Myosin"- und "Actin"-filamente sichtbar, da durch den unregelmäßigen Verlauf der Fibrillen die Schnitttrichtung durch die Fibrillen ständig wechselt.

Wieviele dünne Filamente ein dickes Filament umgeben, konnte nur schwer festgestellt werden. An manchen Stellen schienen 8 - 11 dünne Filamente ein dickes Filament zu umgeben (Abb. 24a, 24b).

Im Gegensatz zu Längsschnitten lassen sich auf Querschnitten die Fibrillenbündel schwer abgrenzen (Abb. 19, 23). Auf Querschnitten durch die Fibrillen erkennt man, daß das Sarcoplasmatische Reticulum entweder die Myofibrillen vollständig umhüllt oder sich stellenweise an die Fibrillen anlegt oder in die Fibrillen hineinzieht. Es entsteht der Eindruck eines netzförmigen Gebildes. Der Durchmesser der SR-Kanälchen beträgt zwischen 250 - 600 Å (Abb. 23b).

Auch auf längsgeschnittenen Fibrillen erkennt man eine stellenweise Umhüllung der Fibrillen durch das SR (Abb. 25b). Neben diesen SR-Anschnitten fallen große unterschiedlich geformte, von Membranen eingehüllte Blasen auf, die überwiegend an den peripheren Zonen der Myofibrillenregionen liegen. Sie liegen nie im zentralen Bereich der Myofibrillen (Abb. 23a). Diese Vesikel sind teilweise leer, teilweise scheinen sie aber mit Basalmembran-Substanz gefüllt zu sein. Es scheint daher so, als wenn es sich bei diesen Vakuolen um extrazelluläre Räume handelte, die entweder mit dem Lumen oder mit dem Hämolympdraum in Verbindung stehen (Abb. 23a).

In den Trichterzellen, vor allen Dingen in den hinteren Trichterzellen, fallen Sarcoplasmabereiche auf, die durch große Armut an Zellorganellen gekennzeichnet sind. In ihnen findet man nur lose gepackte Mikrotubuli mit einem Durchmesser von ca. 170 Å, die annähernd parallel zueinander verlaufen und in beinahe periodischen Abständen von - dem Sarcoplasmatischen Reticulum ähnlichen - Kanälchen gequert werden (Abb. 19, 25c, 25d).

Diese Sarcoplasmabereiche liegen überwiegend auf der Lumarseite der Trichterzellen und umgeben die Myofibrillen wie eine Art Polster. Ihre Größe kann sehr variieren. In den hinteren Trichterzellen können sie eine Länge von 14 µm und eine Breite zwischen 2 und 5 µm erreichen. In den vorderen Trichterzellen sind diese Bereiche wesentlich kleiner.

An den ganzen Trichterapparat, d.h. an alle sechs Trichterzellen, ziehen Nervenfasern, die von einer ca. $0,2 - 0,4 \mu\text{m}$ dicken Basalmembran umgeben sind und mehrere Axone und Hüllzellen enthalten, deren genaue Anzahl aber nicht ermittelt wurde (Abb. 16, 18, 19, 28).

In den Axonen findet man unterschiedlich elektronendichte Granula mit einem Durchmesser von $0,04 - 0,15 \mu\text{m}$. Diese Granula ähneln Neurosekreten (Abb. 28).

In den Nervenzellen liegen viele Neurotubuli und einige Mitochondrien. Auffallend ist der Reichtum an Vesikeln, deren Größen zwischen $0,07 - 0,15 \mu\text{m}$ schwanken. Sie scheinen mit elektronendichtem Material gefüllt zu sein (Abb. 28).

Ob es sich hier um isolierte Vesikel oder um Anschnitte des Endoplasmatischen Reticulums handelt, läßt sich allein aufgrund des Bildmaterials nicht sagen (Serienschnitte fehlen).

3.4 Nephridialkanal

3.4.1 Lichtmikroskopie

An den Sacculus schließt sich unter Vermittlung des Trichterapparates der Nephridialkanal an.

Der Kanal zieht zunächst nach ventral caudal und verläuft dann mehr oder weniger stark gewunden in zwei großen Schleifen, die sich an und um den Sacculus legen (s. Modell, Abb. 1c). Eine ampullenartige Erweiterung am Anfangsteil des Kanals, wie sie von VEJDOVSKY (1901) für *G. pulex* beschrieben wurde, konnte nicht festgestellt werden. Die resultierende Lumenbreite hängt davon ab, wie die Schnittrichtung durch diesen Kanalabschnitt gelegt wird, ob quer, längs

oder schräg. Ebenso können keine genauen Angaben über die Lumenbreite des übrigen Kanals gemacht werden, da auch hier die Größe des Lumens mit der Schnittführung schwankt (Abb. 1a, 1b). Durch den gewundenen Verlauf des Kanals wechselt oft die Schnittebene; außerdem kann das Lumen auch durch die Präparation verändert sein.

Die Nephridialkanalwandung erscheint als einschichtiges Epithel, das gegen den Hämolympхраum von einer Basalmembran abgegrenzt wird.

Einzelne Zellen bzw. Zellgrenzen sind in dem Epithel allerdings nicht zu erkennen.

Die Zellkerne, für die Länge des Kanals auffallend wenig, sind unregelmäßig über das Epithel verstreut und weisen einen Durchmesser von ca. $15\text{ }\mu\text{m}$ auf. Sie können zentral, apikal oder bisweilen ins Lumen vorgewölbt liegen. Schon lichtmikroskopisch fällt eine Gliederung des Epithels in drei Zonen auf (Abb. 1a, 1b). Zum Hämolympхраum hin liegt unter der Basalmembran eine dunkel gefärbte Schicht mit feiner Körnung, an die sich eine hellere Plasmazone anschließt. Zum Lumen hin liegt eine dritte, dunkel gefärbte Schicht, die sich bei starker Vergrößerung als Bürstensaum hervorhebt.

Betrachtet man verschiedene Schnitte durch die Antennendrüse, erkennt man, daß der Kanal aus zwei unterschiedlichen Abschnitten besteht, die sich in der Länge ihrer Bürstensäume unterscheiden (Abb. 1a, 1b).

Der dem Sacculus am nächsten gelegene Teil, als proximaler Nephridialkanalabschnitt bezeichnet, weist einen wesentlich längeren Bürstensaum auf (ca. $3\text{ }\mu\text{m}$) als der hintere - distale - Nephridialkanalabschnitt ($0,5\text{ }\mu\text{m}$). Eine weitere Unterscheidung dieser beiden Abschnitte läßt sich lichtmikroskopisch nicht feststellen.

Der Kanal ist ebenso wie der Sacculus an der Epidermis befestigt. Außerdem sind Teile des Kanals am Sacculus festgeheftet, zum anderen sind verschiedene Tubulusabschnitte untereinander verbunden bzw. verwachsen (Abb. 1a, 1b).

Eine Besonderheit an der Antennendrüse bzw. am Nephridialkanal der Gammariden sind die von VEJDOVSKY (1901) beschriebenen "Drüsenzellen". Für kein anderes Segmentalorgan sind bisher derartige Zellen charakterisiert worden.

Diese Zellen sind auffallend groß und legen sich dem Kanal in seiner ganzen Länge an (Abb. 1a, 1b).

Sie sind unterschiedlich geformt, so daß sich kein einheitliches Bild ergibt. Die Gestalten reichen von spindelförmig über kugelig bis hin zu polyedrischen Formen.

Manche Zellen grenzen mit einem großen Teil ihrer Fläche direkt an die Kanalwand, andere wiederum entsenden nur Ausläufer an die Tubulusabschnitte. Zwischen den Zellen untereinander und zwischen den Zellen und Nephridialkanalzellen bleiben verschieden große Blutlakunen frei.

Das Cytoplasma dieser Zellen erscheint hell, enthält aber viele körnige, lichtmikroskopisch nicht näher identifizierbare Bestandteile.

Die kugeligen - ovalen Zellkerne liegen meistens im zentralen Bereich der Zelle. Manche Zellen enthalten zwei Kerne.

G. duebeni, die am meisten euryhaline Form, weist im Gegensatz zu den drei anderen untersuchten Arten wesentlich mehr von diesen Zellen auf. Hier bleiben nur ganz kleine Hämolymphräume zwischen den Zellen frei, und auch die Kanalwand scheint mit einem großen Anteil ihrer Fläche in direktem Kontakt mit diesen Zellen zu stehen. Der Nephridialkanal scheint hier vollständig in diese "Drüsenzellen" eingebettet zu sein.

3.4.2 Elektronenmikroskopie

Die Nephridialkanalzellen sind gegen den Hämolympdraum durch eine fibrilläre Basalmembran von 0,1 - 0,3 μm Dicke abgegrenzt (Abb. 29a, 29b). Es kommen auch Bereiche vor, in denen die Basalmembran ca. 1 μm dick ist. Hier ist sie wahrscheinlich tangential angeschnitten, was aufgrund des geordneten Fibrillenverlaufs angenommen werden kann.

Die Fibrillen sind ca. 150 $\text{\AA}$ dick und zeigen an vielen Stellen die für Kollagenfibrillen charakteristische Periodik (Periodik ca. 120 - 150 $\text{\AA}$). Die Fibrillen sind in zwei Lagen angeordnet, die gegeneinander versetzt erscheinen (Abb. 29a, 29b).

An manchen Stellen ist die Basalmembran des Nephridialkanals mit der Basalmembran der "Drüsenzellen" verschmolzen, bzw. mit der eines angrenzenden anderen Tubulusschenkels (Abb. 33).

Das elektronenmikroskopische Bild bestätigt, daß die Nephridialkanalwand einschichtig ist (Abb. 30, 33), obwohl aufgrund mancher Bilder der Eindruck eines mehrschichtigen Epithels entsteht. Diese Ansicht resultiert aber überwiegend aus Schrägschnitten durch die Kanalwand.

An der Luminarseite bilden benachbarte Zellen Kontaktstrukturen aus, die in einigen Fällen als Desmosomen identifiziert werden konnten (Abb. 44a - 44c).

Die lateralen Zellgrenzen lassen sich durch die starke und regelmäßige Verzahnung der Zellen kaum über einen längeren Bereich verfolgen, so daß die Annahme von SCHORSTEIN (1941) aufgrund ihrer lichtmikroskopischen Untersuchungen, es handele sich um ein Syncytium, verständlich ist (Abb. 34).

Die schon lichtmikroskopisch deutlich erkennbare Dreischichtung der Zellen spiegelt sich auch im elektronenmikroskopischen Bild wieder, wobei jede Zone durch bestimmte Zellorganellen bzw. Zelldifferenzierungen charakterisiert wird (Abb. 30, 31, 33).

Man kann eine basale, eine zentrale und eine apikale Region unterscheiden (Abb. 30, 31).

Die basalen und apikalen Zonen haben im proximalen und distalen Kanalabschnitt unterschiedliches Aussehen. Der basale Bereich des proximalen Kanals ist vollgepackt mit zahlreichen Vesikeln und Tubuli unterschiedlicher Größe und Ausdehnung, die mit mehr oder weniger elektronendichtem Material gefüllt sind (Abb. 30, 31, 32). Die Durchmesser dieser Vesikel und Tubuli schwanken zwischen 0,05 und 0,25 μm .

Aufgrund des elektronenmikroskopischen Aussehens könnte man vermuten, daß es sich hier überwiegend um Anschnitte des glatten Endoplasmatischen Reticulums handele. Andere Nachweismethoden dafür stehen aus.

Außerdem findet man in den basalen Zonen der proximalen Kanalzellen einige membranumschlossene Cytoplasmabereiche von unterschiedlicher Form und Ausdehnung. Diese Kompartimente könnten entweder Teile von benachbarten Zellen oder Bildungen einer einzelnen Zelle sein. Die Zuordnung der Anschnitte zu bestimmten Zellen wäre nur mit Hilfe von Serienschnitten möglich, die aber aus technischen Gründen nicht durchgeführt werden konnten.

Da die lateralen Zellgrenzen bei allen untersuchten Arten, besonders bei *G. duebeni*, stark verzahnt sind und da an den basalen Zellgrenzen wenige Membraneinfaltungen gefunden werden (Abb. 37a), kann man annehmen, daß das komplizierte und unregelmäßige Bild dieser Kompartimente überwiegend durch die Verzahnung der Zellen miteinander entsteht.

Im distalen Tubulusabschnitt finden wir nun genau umgekehrte Verhältnisse. Hier fallen in erster Linie die membranumschlossenen Plasmateile und im Plasma blind endende Membranen auf, die unregelmäßig geformt und unterschiedlich groß sind (Abb. 34, 35, 36, 38a, 38b).

Da auch hier die basalen Einfaltungen selten sind (Abb. 37b), die lateralen Zellgrenzen dagegen extrem gewunden verlaufen (Abb. 34), kann man annehmen, daß diese Zellkompartimente auch laterale Ausläufer der Zellen darstellen.

Aufgrund ihrer hohen Anzahl im distalen Abschnitt liegt hier wohl eine stärkere Verzahnung der Zellen vor als im proximalen Abschnitt.

Die im Cytoplasma blind endenden Membranen sind manchmal köpfchenartig verdickt und scheinen Vesikel mit einem Durchmesser von ca. 300 - 350 Å abzuschnüren. Häufig liegen ganze Vesikelketten an ihren Enden (Abb. 38a). Die distalen Kanalzellen enthalten auch Vesikel und Tubuli in ihren basalen Zonen, zwar in derselben Größenordnung wie die in den proximalen Zellen aber in geringerer Menge.

Die folgenden Angaben beziehen sich sowohl auf den proximalen als auch auf den distalen Tubulus.

Die Membrandicke der lateralen Ausläufer beträgt ca. 80 Å, der zwischen den beiden Membranen eingeschlossene extrazelluläre Raum kann zwischen 175 und 400 (500) Å breit sein (Abb. 34, 36).

In den basalen Zellregionen liegen weiterhin Mitochondrien, deren Anzahl, Gestalt und Größe variieren kann (Abb. 31, 32, 34, 38a, 40, 41).

Häufig erscheinen die Mitochondrien beträchtlich länger als breit. Eine spezielle Ausrichtung zum Lumen hin oder zu den Membranen konnte nicht beobachtet werden.

Die Mitochondrientypen können verschieden sein. Man findet Formen vom Cristaetyp, deren Falten entweder parallel oder

netzartig verlaufen, Mitochondrien vom Tubulityp und Mischtypen mit Cristae und Tubuli (Abb. 31, 32, 34, 38a, 40, 41). Die Anzahl der Cristae und Tubuli in den einzelnen Mitochondrien kann sehr differieren, sie hängt wahrscheinlich vom Funktionszustand der Zelle ab.

Außer den oben genannten Zellstrukturen und Zellorganellen kommen in den basalen Regionen mancher Zellen viele α -Glycogen-Partikel vor. Im übrigen liegen basal wenige andere Zellorganellen.

Die Beschreibung für die zentrale Zellregion gilt sowohl für den proximalen als auch den distalen Tubulusabschnitt. In der zentralen Zellregion liegt der runde bis ovale, teilweise gelappte Kern, der etwa 7,0 - 16,0 μ m groß sein kann.

Das Cytoplasma um den Kern und in der apikalen Zellhälfte kann sehr verschieden gestaltet sein.

In manchen Zellen scheint es wenige Zellorganellen zu geben. In ihm liegen verstreut Mitochondrien, einige lysosomenähnliche Strukturen von unterschiedlicher Größe, wenige Golgikörper, Vesikel, Endoplasmatisches Reticulum und freie Ribosomen (Abb. 36).

In anderen Zellen dagegen scheint das zentrale Cytoplasma mit Zellorganellen vollgestopft zu sein. Man findet in ihm zahlreiche Golgikörper, ausgedehnte Bereiche mit rauhem Endoplasmatischem Reticulum, viele freie Ribosomen, viele lysosomenähnliche Organellen (multivesikuläre Körper), Mikrotubuli und auch vermehrt Mitochondrien (Abb. 39, 40, 41).

Die Membranstapel der Golgikörper weisen unterschiedliche Ausdehnungen auf: manche sind sehr lang und dünn, andere sind kurz und kompakt. An beiden Enden sind die Membranstapel blasig aufgetrieben, neben ihnen liegen kleine Vesikel.

Die Zisternen des rauhen Endoplasmatischen Reticulums zeigen einen ziemlich konstanten Durchmesser von ca. $350 \text{ \AA}$ und werden über einen beträchtlichen Teil ihrer Länge angeschnitten (Abb. 39).

Für die lysosomenähnlichen Strukturen (Abb. 41) gelten die im Kapitel Sacculus angeführten Kriterien. Alle sind von einer einzelnen Membran umhüllt, haben aber sehr unterschiedlichen Charakter. Sie können unregelmäßig gestaltet sein und eng zusammengeballte, verschieden geformte, dichte Membranstapel enthalten, die meistens peripher liegen und in eine körnige Matrix geringerer Dichte eingelagert sind. Wieder andere sind von kugeliger Gestalt und können konzentrisch geschichtete Membranen neben dichten, unterschiedlich großen, Granula enthalten. Daneben fallen die als "dense bodies" und multivesikuläre Körper bezeichneten Strukturen auf.

Die Ultrastruktur dieser als Lysosomen bezeichneten Organellen ist so heteromorph, daß es allein nach den morphologischen Kriterien schwer ist, ein solches Organell mit Sicherheit als Lysosom zu identifizieren. Mit Hilfe cytochemischer Reaktionen, welche die in den Lysosomen lokalisierten, sauren Phosphatasen nachweisen, könnte man diese Zellbestandteile als Lysosomen charakterisieren.

Der Reichtum an Zellorganellen weist auf eine besonders aktive Phase dieser Nephridialkanalzellen hin.

Die Tubuluszellen zeigen auf der Lumenseite gleichmäßige Ausstülpungen in Form von Mikrovilli, die im proximalen Kanalabschnitt anders aussehen als im distalen Teil.

Die Mikrovilli vom proximalen Tubulus sind ca. $4 - 4,5 \text{ \mu m}$ lang und ca. $0,07 - 0,09 \text{ \mu m}$ dick (Abb. 30, 31, 42a), die vom distalen Teil dagegen weisen eine Länge von $0,4 - 1,5 \text{ \mu m}$ auf, bei einem Durchmesser von $0,10 - 0,15 \text{ \mu m}$ (Abb. 33, 36, 42b).

Während im proximalen Abschnitt die Mikrovilli gleichmäßig lang und dicht gepackt erscheinen, nehmen die Länge und Dichte der Mikrovilli im Verlauf des distalen Tubulus zum Kanalende hin ab (Abb. 33, 43). Bei beiden Mikrovillitypen läßt sich auf Längsschnitten kein surface coat nachweisen. Auf Querschnitten allerdings werden zwischen den Mikrovilli feine filamentöse Strukturen sichtbar, die die Mikrovilli miteinander zu verbinden scheinen und auf das Vorhandensein eines surface coats schließen lassen (Abb. 42a, 42b). Die Mikrovilli sind mit elektronendichtem Material gefüllt. Allerdings konnten filamentöse Strukturen in den Mikrovilli, wie sie für *G.pulex* (MORELLI unveröffentlicht) beschrieben wurden, bei keiner Fixierung für die untersuchten Gammarusarten nachgewiesen werden.

An manchen Stellen liegen an der Basalseite der Mikrovilli kleine Vesikel.

Unterhalb des Mikrovillisaums im apikalen Cytoplasma liegt eine ca. 0,35 μ m dicke, elektronendichte Schicht, die als "terminal web" zu bezeichnen ist und aus einem Geflecht von feinen Filamenten zu bestehen scheint. Sie enthält keine Zellorganellen (Abb. 30, 33, 43).

Sowohl im proximalen als auch distalen Kanalabschnitt fallen blasenartige Gebilde auf, die zwischen den Mikrovilli liegen und sich in das Kanallumen vorwölben. In manchen Fällen scheinen sie frei im Lumen zu liegen. Sie enthalten zum größten Teil feinkörniges Material (Abb. 31, 33).

Die den Nephridialkanalzellen aufsitzenden "Drüsenzellen" werden auch durch eine Basalmembran gegen den Hämolympdraum hin abgegrenzt, die allerdings dünner als die des Sacculus und des Nephridialkanals ist. Ihre Dicke beträgt 0,03 - 0,04 μ m (Abb. 45, 46).

Die Zellmembranen zwischen zwei "Drüsenzellen" markieren sich sehr deutlich, verlaufen überwiegend parallel und

lassen einen schmalen, ca. $0,02\text{ }\mu\text{m}$ breiten interzellulären Raum zwischen sich frei. Die Zellgrenzen lassen keine strukturellen Differenzierungen wie Schlußleisten oder Desmosomen erkennen.

Diese Zellen werden überwiegend durch drei Zellorganelltypen charakterisiert, die in Massen in ihnen vorkommen: durch Mitochondrien, glattes Endoplasmatisches Reticulum und Glycogenpartikel (Abb. 45, 46, 47, 48).

Die Mitochondrien werden hauptsächlich in zwei Formen angetroffen, lang und schmal mit den Ausmaßen zwischen $2,5$ und $0,5\text{ }\mu\text{m}$ und oval bis rund mit einem ziemlich gleichmäßigen Durchmesser von $0,5\text{ }\mu\text{m}$ (Abb. 45, 48). Bei den runden bis ovalen Anschnitten muß es sich nicht um einen anderen Gestalttyp handeln, es können auch Quer- bzw. Schrägschnitte durch die langen Mitochondrien sein, was sich nur mit Hilfe von Serienschnitten klären ließe. Die innere Membran der Mitochondrien weist vielfach tubuläre Oberflächenvergrößerungen auf (Abb. 45, 46, 47, 48), daneben existieren aber auch parallel verlaufende, lamellenförmige Einstülpungen und netzförmig angeordnete Strukturen (Abb. 46, 47). Die Anzahl der Einstülpungen in den Mitochondrien variiert stark. Manche Mitochondrien enthalten α -Glycogen-Partikel.

Das agranuläre Endoplasmatisches Reticulum scheint als engmaschiges Netz unregelmäßig verästelter Tubuli vorzuliegen (Abb. 45, 46, 48). Seine Zisternen werden von einer Elementarmembran von $60 - 70\text{ }\text{\AA}$ Dicke umschlossen, die an manchen Stellen Kontakt mit der Zellmembran aufzunehmen, bzw. direkt in sie überzugehen scheint (Abb. 51a - 51c). Der Durchmesser der Zisternen schwankt zwischen 300 und $500\text{ }\text{\AA}$, die Tubuli sind mit mehr oder weniger elektronendichtem, feinkörnigem Material gefüllt.

Außer mit Mitochondrien und glattem Endoplasmatischem Reticulum kann das Cytoplasma dieser Zellen mit α -Glycogen-Partikeln übersät sein (Abb. 47). Man findet nebeneinander

Zellen, die sehr wenig Glycogen enthalten, und Zellen, die vollgestopft sind mit den Glycogenrosetten. Dieser Effekt kann allerdings auch auf die Fixierung zurückzuführen sein (VYE u. FISCHMAN 1971). Die Größe der Rosetten schwankt zwischen 0,07 und 0,10 μm . Teilweise liegen auch einzelne Glycogen-Partikel von 150 Å im Plasma.

Neben den genannten Zellorganellen kommen in diesen "Drüsenzellen" vereinzelt Golgiapparate, lysosomenähnliche Organellen, Mikrotubuli und Vesikel (Vakuolen) vor.

Manchmal findet man Ausstülpungen der Drüsenzellen in die Nephridialkanalzellen. An diesen Stellen stehen dann die Zellmembranen der Drüsenzellen und Nephridialkanalzellen in direktem Kontakt, eine Umhüllung mit einer Basalmembran fehlt hier (Abb. 50).

Eine Besonderheit dieser Zellen muß noch erwähnt werden. Man findet häufig in ihren basalen Bereichen doppelmembran umhüllte Plasmakompartimente, die keinerlei Zellorganellen enthalten, sondern nur mit mehr oder weniger körniger Substanz gefüllt sind (Abb. 45, 48, 49). Diese Cytoplasmateile scheinen besonders häufig in Zellen vorzukommen, in denen weniger Aktivitäten aufgrund der Anzahl der Zellorganellen vermutet werden. Welche Bedeutung bzw. Funktion ihnen zukommt, kann allein aufgrund der morphologischen Struktur nicht gesagt werden.

3.5 Ausführgang

3.5.1 Lichtmikroskopie

Der distale Nephridialkanal setzt sich in den durch die Papille verlaufenden Ausführgang fort (Abb. 53). Die Länge der Papille beträgt ca. 0,3 mm, ihr Durchmesser im oberen Bereich ca. 40 μm (Abb. 54).

Der Übergang vom distalen Tubulus in den Ausführgang befindet sich am Grunde der Papille (Abb. 53).

Der Ausführgang wird durch verschiedene Eigenschaften charakterisiert. Seine Zellen ähneln in ihrer Form und ihrem Aussehen den Epidermiszellen, die Zellkerne sind überwiegend länglich gestreckt. Das Lumen des Kanals ist nicht mehr mit einem Mikrovillisaum ausgekleidet, sondern mit einer durchgehenden Kutikulaschicht (Abb. 52). Der Ausführgang ist ebenso wie die anderen Teile der Antennendrüse an der Epidermis befestigt. Am Ausführgang werden keine "Drüsenzellen" mehr gefunden. Das letzte Stück der Papille ist lang ausgezogen und scheint nur noch von Kutikula gebildet zu werden.

3.5.2 Elektronenmikroskopie

Die Wand des Ausführganges wird aus einem einschichtigen Epithel gebildet, dessen Zellen sich wesentlich von den Zellen des Nephridialkanals unterscheiden. Sie weisen keine basalen Einfaltungen und keine Ausstülpungen der apikalen Zellmembran in Form von Mikrovilli auf. Die Zellgrenzen zwischen den Zellen sind wenig miteinander verzahnt und über weite Strecken sichtbar (Abb. 58); man findet septierte Desmosomen unterschiedlich langer Ausdehnung. Zum Hämolympхраum hin werden die Zellen von einer ca. $0,02 \mu\text{m}$ dicken Basalmembran begrenzt, die sich über die Aufhängevorrichtungen in die Basalmembran der Epidermiszellen fortsetzt (Abb. 56).

Zum Lumen hin werden die Zellen von einer ca. $0,6 - 0,7 \mu\text{m}$ dicken Kutikula begrenzt (Abb. 54, 56, 57, 58). Diese besteht aus zwei Schichten: einer ca. $700 \text{ \AA}$ dicken, homogen erscheinenden Epikutikula ist eine ca. $0,6 \mu\text{m}$ dicke, lamellierte Prokutikula aufgelagert. Häufig befindet sich über der Epikutikula noch eine ca. $100 \text{ \AA}$ dicke elektronendichte Schicht, die durch einen ca. $100 \text{ \AA}$ breiten Spalt

von der Epikutikula getrennt ist (Abb. 58). Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine Kutikulinschicht.

Die Zellkerne weisen einen unregelmäßigen Umriß auf, häufig sind sie gelappt.

Die Anzahl der Zellorganellen variiert mit dem Funktionszustand der Zellen, bzw. hängt vom Häutungszyklus des Tieres ab.

Im Zwischenhäutungsstadium ist die Mitochondrienzahl gering. Im Plasma liegen wenige Golgikörper, einiges rauhes Endoplasmatisches Reticulum und wenige dense bodies. Einige ca. $175 \text{ \AA}$ große, elektronendichte Partikel, die als Ribosomen gedeutet werden können, liegen unregelmäßig im Cytoplasma verteilt.

Im Häutungsstadium dagegen erhöht sich die Zahl der Zellorganellen. Vor allen Dingen findet man vermehrt Mitochondrien, dense bodies, rauhes Endoplasmatisches Reticulum und freie Ribosomen. Weiterhin verändert sich die apikale Oberfläche der Zellen. Die Zellmembran weist mikrovilli-ähnliche Ausstülpungen auf, an deren Spitzen elektronendichtes Material liegt (Abb. 58). Außerdem werden die schon für den Flußkrebis *Orconectes limosus* (KÜMMEL et al. 1970) beschriebenen Verbindungsstrukturen gefunden (Abb. 58).

Zwischen den Zellen des Ausführungsganges liegen häufig Drüsenzellen (Abb. 55).

3.6 Anpassungsversuch

Die Auswertung dieses Versuchs beschränkte sich darauf, definierte Abschnitte der Antennendrüsen zu untersuchen. Da es aufgrund des gewundenen Kanalverlaufs schwierig ist, bei jedem untersuchten Exemplar den entsprechenden Kanalabschnitt zu finden, wurde der Schwerpunkt der Untersuchung

auf den proximalen Kanalabschnitt am Trichterbereich gelegt, der einigermaßen leicht zu finden war. Gleichzeitig wurden aber auch die Strukturen des Sacculus und des distalen Kanalabschnitts beobachtet.

Aufgrund des untersuchten Materials lassen sich keine eindeutigen Aussagen machen. Es konnte an den untersuchten Exemplaren keine Veränderung der Ultrastruktur festgestellt werden, d.h. die Interzellularspalten, die Anzahl der Mitochondrien und der Golgikörper, die Größe der Endoplasmatischen Reticulumzisternen und die Membraneinfaltungen schienen dem "Normalzustand" zu entsprechen. Ob nicht doch Änderungen eingetreten sind, z.B. Vergrößerung der Membraneinfaltungen in den Mitochondrien, Vergrößerung der einzelnen Golgikörper usw., ließe sich nur mit Hilfe morphometrischer Methoden feststellen.

Die Fixierung schien in allen Konzentrationsstufen den Ansprüchen zu genügen, was aus der Qualität der Mitochondrien, der Golgikörper und Membranstrukturen geschlossen wurde.

Auch im Sacculus und im distalen Tubulusabschnitt konnten keine auffälligen Unterschiede beobachtet werden.

4. DISKUSSION

Die elektronenmikroskopischen Befunde zeigen, daß die Zellen des Sacculus und des Nephridialkanals der Antennen-drüsen der untersuchten Gammariden eine ähnliche Ultrastruktur besitzen wie die entsprechenden Zellen anderer Exkretionsorgane. Man wird daher vermuten können, daß an diesen Strukturen ähnliche Prozesse ablaufen: Im Sacculus wird durch eine Ultrafiltration der Primärharn gebildet, der dann bei der Passage durch den Nephridialkanal verändert wird, und zwar können ihm entweder durch Reabsorption Stoffe entzogen oder aber durch Sekretion Stoffe hinzugefügt werden. Da für die einzelnen Vorgänge bestimmte Strukturen und Zelldifferenzierungen charakteristisch sind bzw. verantwortlich gemacht werden, soll nun der Versuch unternommen werden, die Ultrastrukturen der Antennendrüsen der Gammariden zu deuten und ihnen bestimmte Funktionen zuzuordnen.

Da sich in der Ultrastruktur der verschiedenen Gammarusarten keine auffälligen Unterschiede ergeben haben - mit morphometrischen Methoden hätte man vielleicht welche feststellen können -, soll sich die folgende Diskussion auf alle untersuchten Arten beziehen.

Das Epithel des Sacculus besteht aus Podocyten, die zuerst vom Nephron der Wirbeltiere beschrieben wurden (PEASE 1955, FARQUHAR et al. 1961, RHODIN 1962). Später fand man diesen Zelltyp auch bei anderen Tiergruppen: Er wurde u.a. bei Anneliden (KOECHLIN 1966) bei Crustaceen (KÜMMEL 1964, TYSON 1968, SCHMIDT-NIELSEN et al. 1968, PETERSON u. LOIZZI 1974), bei Cheliceraten (GROEPLER 1969), bei Tracheaten (ALTNER 1968, HAUPT 1968, 1969, EL-HIFNAWI 1973), bei Mollusken (KÜMMEL 1967, WITMER 1974) und bei Enteropneusten (WILKE 1972) beschrieben.

Die Podocyten sind durch die Aufspaltung ihrer Basalregion in Zellausläufer und Pedicellen charakterisiert, die stark untereinander verzahnt und durch Diaphragmen miteinander verbunden sind. Zum Hämolympхраum und zu den Blutgefäßen hin werden die Pedicellen von einer Basalmembran abgegrenzt (Abb. 1d, 2a, 3).

Eine Vielzahl physiologischer Versuche an den glomerulären Nieren der Wirbeltiere und einige Untersuchungen an den Antennendrüsen von Decapoden (RIEGEL u. KIRSCHNER 1960, RIEGEL 1963, KIRSCHNER u. WAGNER 1965) haben gezeigt, bzw. lassen vermuten, daß an solchen Strukturen Filtrationsvorgänge ablaufen. Aus dem Blutraum wird durch einen Filter Flüssigkeit in den Anfangsteil des Exkretionsorgans transportiert, wobei Stoffe oberhalb einer kritischen Größe durch den Filter zurückgehalten werden. Das würde auf die Antennendrüse der Gammariden bezogen bedeuten: aus dem Hämolympхраum gelangt Flüssigkeit durch einen Filter in den Sacculus.

Die Fähigkeit eines Exkretionsorgans, in das Blut oder in die Hämolymphe injiziertes Inulin auszuschcheiden, gilt als guter Hinweis auf eine Filtration. Es wird für Inulin dann angenommen, daß es weder reabsorbiert noch sezerniert wird, so daß seine Konzentration im Urin bzw. das Verhältnis seiner Hämolymphekonzentration zu seiner Urinkonzentration Rückschlüsse auf die Harnbildung zuläßt.

Versuche mit Inulin bzw. mit einem in seinem Verhalten entsprechenden Stoff, Natriumdiatrizoat, wurden an verschiedenen Krebsen durchgeführt u.a. auch an *G.pulex* (MORELLI unveröff.) und *G.duebeni* (LOCKWOOD u. INMAN 1973). Beide Untersuchungen zeigen indirekt, daß der Primärharn wohl durch Filtration gebildet werden muß. Es ist anzunehmen, daß auch bei den hier untersuchten Arten der Initialprozeß der Harnbildung eine Filtration ist.

Dieser Vorgang wirft nun verschiedene Probleme und Fragen auf:

- I. Welche Strukturen können als Filter fungieren, und wie sind sie beschaffen?
- II. Welche Kräfte verursachen eine Filtration (bringen sie in Gang und halten sie aufrecht)?
- III. Geben Strukturen im Sacculus Hinweise darauf, daß der Sacculus nicht nur ein passives Element darstellt, sondern auch aktiv an der Harnzusammensetzung beteiligt ist?

Zu I.

Als Filter wären zwei Strukturen anzusprechen:

1. die Basalmembran
2. das Diaphragma

Zu 1.

Die Basalmembran liegt als fibrilläres Netzwerk mit einer Dicke von ca. 0,075 - 0,250 μm vor (Abb. 5, 9a, 10a - 10c, 12a, 12b).

Fibrilläre Strukturen sind schon von Orconectes (KÜMMEL 1964), Ornithodoros (GROEPLER 1968), Uca mordax (SCHMIDT-NIELSEN 1968), Drosophila (WESSING 1963) und Wirbeltieren (KURTZ u. MAC MANUS 1960 Lit. in LATTA 1970) bekannt. FUJITA et al. (1976) konnten mit Hilfe des Scanning Elektronenmikroskops keine fibrillären Strukturen in der Basalmembran des Rattenglomerulus nachweisen.

Die Dicke der Basalmembran bei den Gammariden liegt innerhalb der Größenordnung schon untersuchter Arten:

Lepisma 0,015 - 0,025 μm	(HAUPT 1968)
Ornithodoros 0,025 - 0,055 μm	(GROEPLER 1968)
Diplopoden ca. 0,1 μm	(EL-HIFNAWI et al. 1971)
Säugetiere 0,1 - 0,4 μm	(AMON 1967)
Orconectes 0,15 - 0,4 μm	(KÜMMEL 1964)

Es erhebt sich die Frage, welche Kriterien können über die Permeabilität der Basalmembran etwas aussagen?

- a) die Dicke der Membran
- b) die Anordnung der Fibrillen,
d.h. die Maschengröße und -form
- c) der chemische Aufbau der Membran

Zu a)

Die Dicke ist wahrscheinlich kein Kriterium für die Durchlässigkeit einer Membran für einen Stoff. Die Dicke kann für den Zeitfaktor wichtig sein; je dicker die Membran ist, desto länger braucht der Stoff, um sie zu passieren.

Allerdings besteht die Möglichkeit, daß ein Stoff, je dicker die Membran ist, umso eher in ihr hängen bleibt und wieder in den Hämolympхраum zurückgelangen kann.

Weiterhin wäre es möglich, daß aufgrund der Transportverzögerung durch eine dickere Membran zwischen beiden Räumen ein Konzentrationsgradient aufgebaut wird.

Eine dünne Membran müßte, um denselben Filtereffekt zu haben, engere Maschen aufweisen als eine dicke Membran.

Zu b)

Ein wesentliches Kriterium für die Durchlässigkeit einer Membran scheint die Anordnung der Fibrillen und die "Porengröße" zu sein. Diese entscheiden darüber, welche Molekülgröße und welche Molekülformen das Filter passieren können.

Für die Basalmembran des Sacculus der Gammariden ist ebenso wie für die Säugetierrniere (LATTA 1970) eine dreischichtige Basalmembran nachgewiesen worden. Man kann annehmen,

daß die Fibrillen der einzelnen Schichten gegeneinander versetzt angeordnet sind und so ein netzförmiges Maschenwerk mit definierter oder unbestimmter Maschengröße bilden (Abb. 5, 10a, 13).

Die Permeabilität der Basalmembran kann durch Injektionen von markierten Substanzen mit bekanntem Molekulargewicht, deren Weg man anschließend verfolgt, ermittelt werden. Versuche von KIRSCHNER u. WAGNER (1965) zeigten, daß an der Antennendrüse vom Flußkrebis ein Filtereffekt bei Stoffen mit einem Molekulargewicht von 50 000 - 100 000 eintritt. Für Säugetiernieren werden Werte zwischen 38 000 und 58 000 (AMON 1967) angegeben, d.h. die Antennendrüse ist durchlässiger als der Säugetierglomerulus.

Daß auch die Molekülform für die Filtrationsfähigkeit eines Stoffes wichtig ist, lassen Ergebnisse von KIRSCHNER u. WAGNER (1965) vermuten. Sie stellten eine unterschiedlich schnelle Ausscheidung von Protein und Dextran gleichen Molekulargewichts in der Antennendrüse des Flußkrebises fest. Diese Interpretation kann aber erst als gesichert gelten, wenn elektronenmikroskopisch Unterschiede in der Molekülform feststellbar wären oder wenn man das unveränderte Ultrafiltrat mit der Hämolymphe vergleichen könnte. Da man aber im basalen Lückensystem der Podocyten schon die ersten Veränderungsprozesse des Primärharns vermutet, dürfte sich dieser Vergleich als sehr schwierig erweisen.

Wenn ein Filtereffekt der Membran vorhanden wäre, dann tauchte natürlich auch das Problem der Verstopfung auf. Denkbar wäre, daß verstopfte Stellen dann ab- und umgebaut und neue Fibrillen in die Membran eingebaut würden, d.h. die Fibrillen wären keine permanenten Gebilde, sondern einem ständigen Erneuerungsprozeß unterworfen. Dies ließe sich vielleicht mit Hilfe von Tracern nachweisen, die in die Membran eingebaut würden. An Wirbeltieren wurden solche Nachweise von FARQUHAR (1960) und FARQUHAR et

al. (1961) unternommen. Mit einem solchen Umbauprozess wäre eventuell auch eine Änderung der "Porengröße" und "-form" möglich, was SITTE (1959) aufgrund seiner Beobachtungen an Säugetiernieren vermutete. Er führte sie allerdings auf Schrumpf- und Schwellprozesse zurück. MENEFFE u. MÜLLER (in DALTON - HAGUENAU 1967) halten es für wahrscheinlich, daß die Fibrillen nur kurzlebige, geordnete Verbindungen zwischen den Proteinkomponenten der Basalmembran sind und nur momentan fixierte Muster einer ständig wechselnden Beziehung darstellen.

Zu c)

Die Frage nach den chemischen Bestandteilen der Membran läßt sich alleine aufgrund morphologischer Strukturen nicht klären. Manche Bilder lassen vermuten, daß am Aufbau der Membran bei den Gammarusarten Kollagenfasern beteiligt sind (Abb. 12b).

Das Problem wäre nur mit anderen Methoden z.B. biochemischen und immunologischen Methoden zu lösen. Mit solchen Verfahren konnten KEFALIDES (1966) und PIERCE u. NAKANE (1967) nachweisen, daß sich die Basalmembran der Säugetierniere größtenteils aus Kollagen und zum geringeren Teil aus Glycoproteinen zusammensetzt, die beide eine längliche Struktur aufweisen.

Nach MENEFFE u. MÜLLER (in DALTON - HAGUENAU 1967) würde die Vorstellung über die Basalmembran als thixotropes Gel, das bei einer kritischen Belastung zusammenbrechen kann, den Vorstellungen über die Passage von Partikeln durch die Basalmembran am ehesten gerecht werden bzw. den größten Spielraum lassen.

Welche Zellen an der Bildung der Basalmembran beteiligt sind, ist bisher nur für Säugetiernieren nachgewiesen worden. Danach wird die Basalmembran überwiegend von den Podocyten gebildet, ein geringer Anteil entstammt dem Endothel der Blutkapillaren (KURTZ u. FELDMANN 1962). ANDRES

et al. (1962) (in Handbook of Physiol. 8 1973) konnten zeigen, daß Bestandteile im Endoplasmatischen Reticulum der Podocyten die gleichen immunologischen und färbereischen Eigenschaften besitzen wie Stoffe in der Basalmembran.

Da bei den Arthropoden ein Endothel fehlt, ist anzunehmen, daß die Basalmembran Produkt der Podocyten bzw. möglicherweise auch freier Zellen der Hämolymphe ist. Als morphologischer Hinweis dafür könnten die feinen fibrillären Strukturen gedeutet werden, die sich zwischen Pedicellen und Basalmembran ausspannen (Abb. 9b, 9c, 9d).

Zu 2.

Um Aussagen über eine Filterwirkung des Diaphragmas machen zu können, muß zunächst die Ultrastruktur dieses Elementes betrachtet werden.

Nach neuesten Untersuchungen von RODEWALD u. KARNOWSKY (1974) und KARNOWSKY u. RYAN (1975) an Ratten- und Mäusenieren, soll das Diaphragma aus reißverschlußartig angeordneten Leisten bestehen, die von der Podocytenmembran zu einem im Spalt zentral verlaufenden Filament reichen. Diese Querbrücken ergeben zwei Reihen von rechteckigen Poren, die in Querschnitten ca. $40 \times 140 \text{ \AA}$ groß sind.

Bei den untersuchten Gammarusarten wäre solch eine Anordnung für das Diaphragma auch vorstellbar. Auf Tangential-schnitten durch die Pedicellen wird das zentrale Filament sichtbar, von dem in regelmäßigen Abständen Querbrücken in Richtung Pedicellen abgehen (Abb. 11a, 11b, 12a, 12b). Auf den Querschnitten durch die Pedicellen sieht man an den Übergangsstellen Diaphragma - Pedicelle elektronendichtes Material, das als Ansatzstelle für die Brücken gedeutet werden kann (Abb. 9b, 9d).

Welche Porengröße hier allerdings vorhanden ist, konnte nicht festgestellt werden.

Eine Antwort auf diese Frage ist allerdings wichtig, um Aussagen über die Filtereffektivität des Diaphragmas machen zu können. Die Poren des Diaphragmas müßten kleiner, höchstens gleich groß sein wie die "Poren" der Basalmembran. Bestimmte Substanzen, die noch durch die Basalmembran gelangten, würden am Diaphragma hängen bleiben.

Für die Säugetierrnere vermuten KARNOWSKY u. RYAN (1975) eine Filterwirkung des Diaphragmas, da die Porengröße im Diaphragma der Größe eines Albuminmoleküls entspricht und Stoffe in dieser Größenordnung zwar die Basalmembran passieren können, dann aber am Diaphragma zurückgehalten werden. So werden z.B. an der Basalmembran von Mäuse- und Rattennieren Thorotrast- und Ferritinpartikel zurückgehalten, die einen Durchmesser von ca. 100 - 120 Å aufweisen (Lit. in LATTA 1970 und RENKIN et al. in Handbook of Physiology Bd. 8), am Diaphragma dagegen bleiben z.B. Moleküle des Serumalbumins mit einem Durchmesser von ca. 35 Å, des Haemoglobins mit einem Durchmesser von 32 Å und der Meerrettich-Peroxydase mit einem Durchmesser von 30 Å hängen (LATTA 1970, Renkin et al. in Handbook of Physiology Bd. 8).

Damit taucht dann das Problem auf, was passiert mit den hängengebliebenen Stoffen? Gelangen sie in den Hämolymperraum zurück oder werden sie durch Pinocytosevorgänge in die Pedicellen aufgenommen?

Letzteres scheint der Fall für Ferritin in den Nephronen der Wirbeltiere zu sein (FARQUHAR 1960, FARQUHAR et al. 1961). Versuche in dieser Richtung wurden an Gammariden bisher nicht durchgeführt, aber es sprechen keine morphologischen Strukturen in den unter den Diaphragmen liegenden Pedicellenregionen für Pinocytosevorgänge.

Zu II.

Die Ursachen für eine Filtrationsbewegung können unterschiedlicher Natur sein. Es kann sich entweder um eine

osmotische Filtration oder um eine Druckfiltration handeln.

Die osmotische Filtration zeichnet sich gegenüber der Druckfiltration dadurch aus, daß sie ablaufen kann, auch wenn kein ausreichender hydrostatischer Druck vorhanden ist. Hier werden durch einen Filter aktiv gelöste Substanzen transportiert, die ihrerseits Wassermoleküle nach sich ziehen. Der Wasserstrom seinerseits reißt nun kleine Moleküle mit sich, die aufgrund ihrer Größe noch die "Filterporen" passieren können. Bei einer osmotischen Filtration muß ein Transport-System vorhanden sein, das Energie verbraucht (BERRIDGE - OSCHMAN 1972).

Für den Ablauf einer Druckfiltration ist ein ausreichend großer hydrostatischer Druckgradient erforderlich. Dieser kann auf zweierlei Wegen geschaffen werden:

entweder muß der Blutdruck für eine Filtration ausreichen, oder es wird im Filterraum ein Unterdruck geschaffen.

Im Glomerulus der Wirbeltierniere ist die erste Möglichkeit verwirklicht. Hier ist der effektive Filtrationsdruck gleich der Differenz der hydrostatischen Drucke im Kapillarlumen und Kapselraum minus der Differenz der kolloidosmotischen Drucke im Blutplasma und Ultrafiltrat (ULLRICH in KEIDEL 1975).

Auch bei Arthropoden kann man annehmen, daß der Hämolymphdruck, analog den Wirbeltieren, für einen Filtrationsprozeß ausreicht. Allerdings muß hier nach RIEGEL (1975) die Blutversorgung des Exkretionsorgans betrachtet werden. Soll z.B. bei Crustaceen die Filtration aufgrund eines ausreichend großen hydrostatischen Druckes der Hämolymphe ablaufen, so müssen nach RIEGEL (1975) die Blutgefäße bzw. muß die Aorta anterior direkt an die Antennendrüse bzw. Maxillardrüse ziehen und den Sacculus mit Hämolymphe versorgen. Fehlt die direkte arterielle Zufuhr, kann man nach RIEGEL

(1975) annehmen, daß der hydrostatische Druck der Hämolymphe für eine Druckfiltration nicht ausreicht.

Es liegen nur sehr wenige Messungen über die Druckverhältnisse bei Crustaceen vor. PICKEN (in RIEGEL 1975) versuchte am Flußkrebis und an *Carcinus maenas* das Problem der Druckverhältnisse zu klären. Er maß den kolloidosmotischen Druck der Hämolymphe und den hydrostatischen Druck in der Leibeshöhle (Sternalsinus KÜMMEL 1964) und stellte fest, daß in den meisten Fällen der hydrostatische Druck in der Leibeshöhle größer war als der kolloidosmotische Druck. Messungen über die Druckverhältnisse an der Antennendrüse des Flußkrebses liegen nicht vor. Da aber eine ziemlich direkte Blutversorgung der Antennendrüse erfolgt (POTTS and PARRY 1964), kann man annehmen, daß der hydrostatische Druck der Hämolymphe am Sacculus für einen Filtrationsvorgang ausreicht (KÜMMEL 1964, RIEGEL 1975).

Ist der hydrostatische Druck der Hämolymphe für einen Filtrationsvorgang nicht ausreichend, muß nach einer anderen Ursache für die Filtrationsbewegung bzw. für die Entstehung eines Druckgradienten gesucht werden. Denkbar wäre die Erzeugung eines Unterdruckes im Exkretionsorgan. Dieser könnte durch zwei verschiedene Mechanismen verursacht werden: einmal durch das Schlagen von Cilien im Exkretionsorgan und zum anderen durch Einschalten eines muskulösen Apparates in das Nephridialorgan.

Als Beispiel für den ersten Fall könnte man evtl. die Protonephridien anführen. Hier vermutet man (BRAUN et al. 1966, WARNER 1969, KÜMMEL 1975), daß durch das Schlagen der Cilien in den Terminalzellen ein Unterdruck und damit ein Druckgradient erzeugt wird, der für den Filtrationsvorgang verantwortlich gemacht werden kann. Allerdings ist nicht auszuschließen, daß hier noch andere Mechanismen an der Primärharnbildung beteiligt sind (KÜMMEL 1975).

Die Frage, welche der oben erwähnten Möglichkeiten

- osmotische Filtration, Druckfiltration aufgrund eines ausreichenden hydrostatischen Hämolympdruckes oder Druckfiltration aufgrund eines Unterdruckes im Filterraum - am Filtrationsvorgang bei den Gammariden beteiligt sind, läßt sich nicht ohne weiteres beantworten.

Eine osmotische Filtration ist allein aufgrund der morphologischen Kriterien nicht nachzuweisen. Hier müßten u.a. chemische und physiologische Methoden eingesetzt werden.

Eine Druckfiltration aufgrund eines ausreichend hydrostatischen Hämolympdruckes ließe sich nur durch Messung der verschiedenen Drucke in den beteiligten Kompartimenten nachweisen. Angaben bei den Gammariden liegen in der Literatur darüber nicht vor. Betrachtet man allerdings die Blutversorgung (s.S. 13), so stellt sich die Frage, ob der hydrostatische Hämolympdruck in den Blutlakunen für eine Filtration ausreicht. Die arterielle Versorgung scheint nicht so direkt zu sein wie beim Flußkrebs, so daß man einen Abfall des hydrostatischen Druckes der Hämolymphe im Bereich des Sacculus annehmen kann.

Führt man aber trotzdem den Filtrationsvorgang auf einen ausreichend großen hydrostatischen Hämolympdruck zurück, könnte man als Ursache für diesen Druck die Kontraktionen des Herzens betrachten, die das Blut in die Aorta anterior treiben.

Die Möglichkeit, daß eine Filtration im Sacculus aufgrund eines Unterdruckes im Filterraum ablaufen kann, darf bei den untersuchten Gammarusarten nicht außer acht gelassen werden. Sie scheint hier sogar von allen erwähnten Möglichkeiten am ehesten in Frage zu kommen, bzw. am stärksten an der Primärharnbildung beteiligt zu sein. Hierfür kann der aus Muskelzellen bestehende Trichterapparat verantwortlich gemacht werden.

Da solch eine Einrichtung bisher elektronenmikroskopisch noch nicht beschrieben wurde, sollen an dieser Stelle einige Betrachtungen über seine Funktionsweise und Einflußnahme auf die Harnbildung angestellt werden.

Lichtmikroskopisch wurde ein Trichterapparat außer für die Gammariden (VEJDOVSKI 1901, SCHORSTEIN 1941) auch für Cumaceen (SCHUCH 1915 in SIEWING 1954) und Mysidaceen (VOGT 1932, SIEWING 1954) beschrieben. Bei *Artemia salina* fand TYSON (1969) Filamentbündel in den Zellen, die den Sacculus mit dem Nephridialkanal verbinden.

Die Muskelzellen des Trichterapparates unterscheiden sich von den Skelettmuskelzellen und Herzmuskelzellen der Crustaceen.

Während die beiden letztgenannten eine geordnete und komplizierte Anordnung ihrer Filamente und des Sarcoplasmatischen Reticulums und ein transversales System erkennen lassen (HOWSE et al. 1971, TJØNNELAND 1975), scheinen die Muskelzellen des Trichterapparates einfacher gebaut zu sein. Sie sind weniger regelmäßig angeordnet, ihre Myofibrillen verlaufen in verschiedenen Richtungen, ihre periodische Unterteilung ist sehr einfach (Abb. 19, 20b, 23a). Man kann, wie bei quergestreiften Muskelzellen, von einer Unterteilung in Sarkomere sprechen, da sich in periodischen Abständen elektronendichtes Material zwischen den Filamenten markiert, das man als Z - Bande deuten kann. Die neben den Z - Banden liegenden schmalen, hellen Zonen, könnte man als I - Banden bezeichnen (Abb. 21, 22a, 22b).

Auch das Sarcoplasmatische Reticulum zeigt eine andere Anordnung als das der Körpermuskeln. Es erweist sich als unregelmäßig angeordnetes Netzwerk, das zwischen den und um die Fibrillen herumläuft. Ein transversales System wurde nicht beobachtet (Abb. 23b).

Wie bei den Skelettmuskelzellen findet man auch hier zwei verschiedene Filamenttypen, einen mit dickem Durchmesser und einen mit dünnem Durchmesser (Abb. 22a, 24a, 24b). Welche chemische Zusammensetzung diese Filamente haben, läßt sich allein aus der Morphologie nicht sagen. Der Durchmesser der dünnen Filamente - $50 \text{ \AA}$ - spräche für Actinfilamente. Die dicken Filamente weisen mit $220 \text{ \AA}$ einen größeren Durchmesser auf als die Myosinfilamente der Säugetiere ($100 \text{ \AA}$). Möglicherweise sind noch andere Komponenten an ihrem Aufbau beteiligt. Zur Klärung dieser Fragen müßten u.a. chemische und immunologische Methoden herangezogen werden.

In ihrem Zellaufbau ähneln die Trichterzellen den Herzmuskelzellen von Insekten (SMITH 1968) und von *Arenicola marina* (JENSEN 1974).

Die Herzmuskelzellen haben die Aufgabe, das Blut in den Körper zu treiben. Dazu kontrahieren und entspannen sie sich kontinuierlich mit einer bestimmten Frequenz. Gegenüber vielen Skelettmuskelzellen sind die Gefäßmuskelzellen langsame Muskelzellen.

Zur Deutung der Funktion der Trichterzellen aufgrund der Morphologie können nur Spekulationen angestellt werden. Denkbar wäre, daß ihnen eine ähnliche Pumpfunktion zukommt wie den Herzmuskelzellen. Der Trichterapparat würde als Saug-Druck-Pumpe arbeiten und kontinuierlich den Harn in den Nephridialkanal pumpen.

Die sechs Trichterzellen sind in zwei Lagen von jeweils drei Zellen, die auf Lücke stehen, angeordnet (Abb. 15, 16, 17, 18). Vorstellbar wäre, daß die beiden Lagen als Antagonisten wirken.

Kontrahieren sich die Fibrillen der vorderen Zellen, schließt sich die Verbindung Sacculus - Nephridialkanal,

Urin würde in den Nephridialkanal gepreßt. Vom Hämolympхраum gelänge keine Flüssigkeit in das Sacculuslumen.

Kontrahieren sich dagegen die Fibrillen der hinteren Zellen, öffnet sich die Verbindung Sacculus - Nephridialkanal, wobei Urin aus dem Sacculus in den Nephridialkanal gesaugt würde und damit im Sacculus ein Unterdruck entstehen würde. Dieser Unterdruck bewirkte, daß Hämolympһflüssigkeit in den Sacculus einströmt, bzw. filtriert wird.

Die Kontraktionen der vorderen und hinteren Zellen würden ständig abwechselnd erfolgen und somit einen Saug-Druck-Mechanismus bewirken.

Die Anordnung der Fibrillen in den sechs Trichterzellen ließe einen solchen Funktionsmechnismus zu.

Die frei in den Nephridialkanal ragenden Bäuche der hinteren Trichterzellen könnten als Ventilkappen gegen einen Rückfluß funktionieren (Abb. 15, 16, 19).

Bleibe die Frage offen, welche Bedeutung die "Mikrotubulibereiche" in den Muskelzellen haben (Abb. 19, 25c, 25d). Denkbar wäre ein Versteifungseffekt für die luminar gelegenen Plasmazonen.

Um den Kontraktionsvorgang als Pumpmechanismus ansprechen zu können, müßte er kontinuierlich mit einer bestimmten Frequenz ablaufen, die evtl., je nach osmotischer Belastung des Tieres, schneller oder langsamer werden kann. Vorstellbar wäre zum Beispiel, daß Osmorezeptoren die Osmolarität messen (oder Dehnungsrezeptoren bzw. Druckrezeptoren eine Volumenzunahme registrieren), und diese dem ZNS mitgeteilt würde. Wird z.B. "Wassereinstrom" gemeldet, könnte nervös die Pumpleistung verstärkt und so vermehrt Wasser ausgeschieden werden. Wahrscheinlich wird hormonell dabei auch die Rückresorption von Soluten verstärkt.

Elektronenmikroskopisch ließen sich allerdings im Bereich der Antennendrüse keine Osmorezeptoren bzw. Dehnungsrezeptoren nachweisen. Diese könnten allerdings ebenso gut irgendwo anders im Körper liegen. Die an den Trichterapparat ziehenden Nervenfasern (Abb. 28) würden aber eine nervöse Steuerung des Pumpvorganges möglich machen.

Allerdings taucht die Frage auf, wie wird die Erregung in das Zellinnere geleitet, wenn ein transversales System fehlt? Wahrscheinlich reicht die Erregung der Zellmembran aus, um einen Kontraktionsvorgang auszulösen. Außerdem handelt es sich hier um langsam reagierende Einzelzellen und nicht um ganze Muskelfaserbündel wie bei Skelettmuskeln.

Die Klärung dieser ganzen Probleme ist allein mit morphologischen Methoden nicht zu schaffen, hier müßten andere Methoden, z.B. neurophysiologische und chemische einsetzen.

Unabhängig davon, wodurch die Kontraktion ausgelöst wird und welche Fibrillen als Antagonisten wirken, entsteht bei diesem Vorgang immer dann, wenn das Trichterlumen sich öffnet, ein Unterdruck im Sacculus, so daß Hämolymphtlässigkeit in das Sacculuslumen einströmen kann. Wir hätten hier also innerhalb der Arthropoden einen weiteren Fall, wo u.a. durch Einschalten eines Muskelapparates der Primärharn durch Erzeugung eines Unterdruckes gebildet wird. Auch bei den Coxaldrüsen von Zecken (GROEPLER 1968) wird durch Kontraktion von Muskeln, die außen am Sacculus inserieren, die für eine Filtration notwendige Druckdifferenz geschaffen.

Zusammenfassend ließe sich sagen, daß dem Trichterapparat folgende Funktionen zukommen:

1. Beteiligung am Filtrationsvorgang durch Erzeugung eines Unterdruckes im Sacculuslumen,
2. Antriebsorgan für den Harnfluß durch Pumpfunktion,
3. Regulierungsapparat für die Urinflußrate durch Änderung der Kontraktionsfrequenz.

Wenn man von der Voraussetzung ausgeht, daß der Primärharn durch eine Druckfiltration entsteht, muß folgendes Problem betrachtet werden: Wie wird ein Kollabieren des Sacculus (Filtratraumes) verhindert, da ein hydrostatischer Druck auf eine freie Filterfläche eine gleichmäßige Belastung ausüben dürfte?

Bei den untersuchten Gammarusarten ist der Sacculus an Epidermiszellen festgeheftet, die sich durch den Besitz von Mikrotubuli und Filamenten auszeichnen, die an hemidesmosomenähnlichen Strukturen befestigt sind (Abb. 2a - 2c). Solche Aufhängevorrichtungen sollen am Sacculus des Flußkrebsses vorhanden sein (KÜMMEL 1964), sind für *Artemia salina* (TYSON 1968), für *Ornithodoros* (GROEPLER 1968), für *Lepisma* (HAUPT 1968), für Diplopoden (EL-HIFNAWI und SEIFERT 1971, EL-HIFNAWI 1973) beschrieben.

Diese Aufhängevorrichtungen halten den Sacculus in seiner Lage fest, sie werden wahrscheinlich bis zu einem gewissen Grad belastbar (dehnbar) sein. Den Mikrotubuli und Filamenten käme u.a. wieder eine Versteifungsaufgabe zu.

Die Anheftungsstellen sind aber wahrscheinlich nicht die einzigen Elemente, die ein Kollabieren des Sacculus verhindern.

Die Anordnung der basalen Ausläufer und ihrer Fortsätze selber dürfte eine Konstruktion darstellen, die dem hydro-

statischen Druck entgegenwirkt. Die komplizierte Verzahnung der Pedicellen, ihre besondere Beziehung zueinander bzw. zur Basalmembran und das regelmäßige Auftreten der Diaphragmen lassen vermuten, daß die Form und Lage der Podocyten relativ konstant bleiben. Hinzu kommt das häufige Auftreten von Mikrotubuli und Filamenten in den basalen Bereichen der Podocyten, die als Elemente eines elastischen Cytoskeletts aufgefaßt werden können. Ihnen fiel die Aufgabe zu, die Zellform aufrecht zu erhalten, indem sie bestimmte Bereiche versteifen (Abb. 5a, 5c, 9a).

Auf diese Anordnung der Podocyten könnte man die von HAUPT (1968) vorgeschlagene Vorstellung über eine selbsttragende Gewölbekonstruktion anwenden.

Als verankernde Elemente würden in diesem Falle die Diaphragmen und die Desmosomen dienen, denen eine gewisse Elastizität zugeschrieben werden muß. Man könnte damit auch das Auftreten von zwei, drei und mehr Diaphragmen hintereinander oder parallel zur Filtrationsrichtung erklären (Abb. 5, 9a, 9e). Die Diaphragmen könnten evtl. an Orten großer Belastung zusätzlich eingebaut werden und nach Bedarf wieder eingeschmolzen werden, d.h. die vermehrten Diaphragmen wären nur temporäre Gebilde. Dafür spräche auch das vermehrte Vorkommen von mehreren Diaphragmen hintereinander zwischen den Podocyten (Pedicellen) am Trichterapparat, einem Ort großer Belastung (Abb. 5).

Daß die Diaphragmen als zellverbindende Elemente aufzufassen sind, wurde zuerst von FARQUHAR et al. (1961) vermutet. RODEWALD und KARNOWSKY (1974) und KARNOWSKY und RYAN (1975) schließen neben einer Filterfunktion eine zellverbindende Funktion nicht aus.

Zu III.

Auf die Frage, ob sich der Primärharn schon im Sacculus verändert, können die morphologischen Befunde keine ausreichende Antwort geben. Es sprechen Strukturen dafür, daß schon im basalen Lückensystem Veränderungsprozesse einsetzen. Man findet an den Podocytenausläufern häufig Pinocytosebläschen bzw. "coated vesicles", denen eine Funktion bei der Aufnahme noch verwertbarer Substanzen in das Cytoplasma zugeschrieben wird (Abb. 14).

Einen anderen morphologischen Hinweis, daß der Sacculus aktiv an der Harnbildung beteiligt sein kann, liefern die zahlreichen, überwiegend apikal liegenden Lysosomen und Einschußkörper (Abb. 6, 7, 8). Sie deuten darauf hin, daß hier schon Prozesse zur Veränderung des Primärharns ablaufen können.

Mikropunktionsversuche und chemische Analysen durch RIEGEL (1963, 1965, 1966) und COOK (1973 in RIEGEL 1975) haben die Existenz von "formed bodies" für den Flußkrebs bewiesen und zeigen, daß sie eine proteolytische Funktion (saure Proteasen) besitzen und ihre Membranen Lipide, möglicherweise auch Phospholipide enthalten. Sie scheinen Natrium und Kalium zu binden. Am auffallendsten ist ihre Fähigkeit, große Mengen Wasser anzuziehen. Es konnte nachgewiesen werden, daß sie im Sacculus gegen einen merkbaren kolloidosmotischen Druck eine Flüssigkeitsbewegung hervorrufen (RIEGEL 1975). COOK (1973 in RIEGEL 1975) zeigte, daß sie eine wichtige Rolle bei der Sekretion von organischen Säuren spielen. KÜMMEL (1964) und HAUPT (1968) vermuteten aufgrund ihrer Beobachtungen Sekretionsprozesse im Sacculus. Die eigenen Untersuchungen morphologischer Art sprechen dafür, daß auch bei den Gammariden im Sacculus Veränderungen des Primärharns durch Sekretionsprozesse der Podocyten stattfinden.

Im Sacculuslumen sind häufiger membranumhüllte Vesikel zu finden, die unter anderem granuläres Material enthalten (Abb. 6). Ob es sich hier um "formed bodies" handelt, läßt sich allein aus der Struktur nicht sagen. Mit Hilfe chemischer Methoden ließe sich diese Frage klären.

Der an den Sacculus anschließende Nephridialkanal weist als charakteristische Strukturen Mikrovilli und basale bzw. laterale Einfaltungen auf (Abb. 30, 31, 33, 34, 35, 39). Diese Zelldifferenzierungen sind an unterschiedlichen Organen bei verschiedenen Tieren beschrieben worden: z.B. Maxillar- und Antennendrüsen und Kiemenepithel der Crustaceen, Malpighischen Gefäßen und Rectum der Insekten, Harnblase der Amphibien, Salzdrüsen von Reptilien und Vögeln, Niere der Wirbeltiere (Literaturübersicht siehe BERRIDGE und OSCHMANN 1972). Trotz der unterschiedlichen physiologischen Leistungen dieser Organe haben sie eine Eigenschaft gemeinsam: sie weisen einen lebhaften transzellulären Stofftransport auf. Deshalb werden diese Zelldifferenzierungen mit einem Stofftransport in Verbindung gebracht, zumal man bei Wirbeltieren an den Membranen der Mikrovilli und den basalen Doppelmembranen ATP-ase Aktivität feststellen konnte (ASHWORTH et al. 1963).

Die Strukturen sagen aber nun nichts über die Richtung des Transportes aus. Es können einmal Stoffe vom Kanallumen in Richtung Hämolymphe transportiert werden, d.h. es findet eine Resorption statt, oder es werden Substanzen aus der Hämolymphe in das Kanallumen abgegeben, d.h. es liegt eine Sekretion vor. Die Transportrichtung ließe sich durch Injektion markierter Substanzen (Farbstoffe oder Tracer) in die Hämolymphe und deren Verfolgung feststellen.

Die Strukturen sagen weiterhin nichts darüber aus, ob die Vorgänge aktiver oder passiver Natur sind. Die passiven Prozesse würden mit einem Konzentrationsgefälle als Diffusion ablaufen, aktive Vorgänge liefen gegen elektrochemi-

sche Gradienten ab und benötigen deshalb chemische Energie. Als morphologischer Hinweis, daß es sich in den Nephridialkanalzellen u.a. auch um aktive Vorgänge handelt, können die vielen Mitochondrien gewertet werden, die zwischen den Einfaltungen liegen und Energielieferanten darstellen (Abb. 30, 32, 37a, 38a). Ein aktiver Transport ließe sich nachweisen, indem man die Energierzufuhr blockiert, evtl. mit Dinitrophenol, das die oxydative Phosphorylierung hemmt und damit ATP-abhängige Transporte blockiert und dann kontrolliert, ob noch ein Transport stattfindet (FLOREY 1970). Es gibt Modellvorstellungen, wie an diesen Strukturen Transportvorgänge ablaufen können.

Zur Deutung eines gekoppelten Wasser-Solut-Transportes liegen Modelle von CURRAN (in BERRIDGE u. OSCHMANN 1972), DIAMOND und BOSSERT (1967, 1968) und BERRIDGE u. OSCHMANN (1969) vor. Nach dem Modell von DIAMOND - BOSSERT (1967, 1968) sollen Solute aktiv von einem Kompartiment in ein anderes durch eine Membran transportiert werden. Hierdurch wird lokal ein osmotischer Gradient erzeugt, der Wasser nach sich zieht. Aufgrund des elektrochemischen Gradienten können andere Solute in das zweite Kompartiment diffundieren. Wenn bestimmte Parameter an diesem System einander entsprechen, kann ein isosmotischer bzw. hyperosmotischer Flüssigkeitstransport stattfinden.

Die Lokalisierung der einzelnen Transportvorgänge bzw. der Prozeß der Sekundärharnbildung ist bei den Gammariden nicht bekannt.

Es liegen aber Untersuchungen an Wirbeltiernieren und an den Antennendrüsen dekapoder Crustaceen vor.

So sind in den proximalen Tubuluszellen der Rattenniere der Transportnachweis und die Lokalisation für Natrium- und Chloridionen gelungen (NOLTE 1966).

Durch Mikropunktionsstudien hat man bei Wirbeltieren und Crustaceen die Veränderung des Ultrafiltrats über die Kanallängen verfolgt (ULLRICH in KEIDEL 1967, RIEGEL 1963, 1965, 1966, 1975).

Beim Flußkrebis hat RIEGEL (1975) festgestellt, daß der osmotische Druck im Kanal annähernd konstant bleibt, in der Harnblase dagegen rapide abfällt. Weiterhin gibt er an, daß im gesamten Kanal, mit Ausnahme des letzten, distalen Abschnittes, eine der Hämolymphe gegenüber isosmotische Flüssigkeit resorbiert wird. Im letzten Teil des distalen Tubulus und vor allen Dingen in der Harnblase nehmen sowohl die Konzentrationen von Natrium- als auch von Chloridionen stark ab; es wird ein der Hämolymphe gegenüber hyposmotischer Harn ausgeschieden. Nach RIEGEL (1975) ist die tubuläre Resorption von Natrium und Chlorid beim Flußkrebis noch nicht untersucht. Es wurden aber Versuche unternommen, um die Funktion der Harnblase zu klären. So geht aus Untersuchungen von RIEGEL (1963, 1966) und GROSS und CAPEN (1966) und GROSS (1967) hervor, daß die Harnblase der Dekapoden nicht nur, wie früher angenommen wurde, als Sammelblase für den Urin anzusehen ist, sondern aktiv an der Harnzusammensetzung beteiligt ist, indem hier z.B. Magnesium sezerniert und Natrium resorbiert werden. Der Urin wird in der Harnblase weiter verdünnt.

Beim Flußkrebis wird analog den Säugetiernieren Glucose im proximalen Tubulusabschnitt vollständig resorbiert. Wird der Glucoseabsorptionsmechanismus durch Phlorizin blockiert, erscheint Glucose im Urin (RIEGEL 1975). Versuche mit Phenolrot und Paraaminohippursäure (MALUF 1941, BURGER 1957, COOK in RIEGEL 1975) zeigen, daß organische Säuren in das proximale Kanallumen sezerniert werden.

Betrachtet man nun die Verhältnisse bei den untersuchten Gammariden, muß man zwei verschiedene Faktoren beachten:

1. Wir haben es einmal mit Arten zu tun, die in der Lage sind, einen hypotonen Harn auszusecheiden (LOCKWOOD 1961).
2. Es wurden Arten untersucht, die einen isotonen Harn ausscheiden, wobei zu dieser Gruppe auch Exemplare aus der ersten Gruppe gerechnet werden müssen, wenn sie in einer Seewasserkonzentration oberhalb 50 % leben, da sie dann einen isotonen Harn ausscheiden (LOCKWOOD 1961, WERNTZ 1963).

Es ist anzunehmen, daß beide Gruppen unterschiedliche Regulationssysteme aufweisen, bzw. der Regulationsmechanismus geändert (beeinflußt) werden kann.

Betrachtet man die Ultrastruktur des Nephridialkanals bei den verschiedenen Gammarusarten bzw. bei Gammarus duebeni Exemplaren, die an unterschiedliche Mediumskonzentrationen adaptiert waren, kann man keine auffälligen Unterschiede feststellen. Für den Anpassungsversuch gilt allerdings die oben gemachte Einschränkung.

Wie oben beschrieben wurde, besteht der Kanal aus zwei verschiedenen Abschnitten, die sich in der Form und Anzahl der Mikrovilli und in der Anzahl der Einfaltungen unterscheiden (Abb. 30, 31). Es ist deshalb anzunehmen, daß in ihnen die Sekretions- und Resorptionsprozesse unter verschiedenen Bedingungen ablaufen.

Aus Mikropunktionsversuchen an Wirbeltiertubuli (ULLRICH in KEIDEL 1967) und Antennendrüsen von Dekapoden (RIEGEL 1963, 1966, 1971 in FLORKIN und SCHEER 1971) weiß man, daß im proximalen Kanalabschnitt ein isosmotischer Wassertransport stattfindet. Der Hauptteil des Wassers und der gelösten Substanzen wird bereits im proximalen Tubulus rückresorbiert. Die gleichbleibende osmolare Konzentration läßt sich nur erklären, wenn Ionen im gleichen Verhältnis

wie Wasser resorbiert werden. Man stellt sich vor, daß Natriumionen aktiv in das basale Labyrinth transportiert werden und Chloridionen passiv dem elektrochemischen Gradienten folgen. Da die Kanalmembranen für Wasser frei durchlässig sind und der Transport der Ionen einen "Sog" erzeugt, kann eine osmotisch äquivalente Menge Wasser resorbiert werden (BERRIDGE - OSCHMAN 1972, KEIDEL 1975). Im distalen Kanalabschnitt dagegen nimmt die gesamte osmolare und Chloridkonzentration ab. Man vermutet, daß hier die Resorption der Ionen schneller erfolgt als die von Wasser, so daß auf diese Weise der Urin verdünnt wird (PITTS 1972). Die Verzögerung der Wasserresorption kann in einer Permeabilitätsveränderung der Zellmembran liegen, die bei Säugetieren unter hormonellem Einfluß steht (REIN-SCHNEIDER 1971).

Entsprechend diesen Befunden kann man die Hypothese aufstellen, daß auch bei den Gammariden, die hypotonen Harn ausscheiden, die Flüssigkeit im proximalen Tubulus isosmotisch und im distalen Tubulus durch anisosmotische Rückresorption hypotomisch wird.

Auch die morphologischen Befunde an den Antennendrüsen der Gammariden sprechen für diese Hypothese.

Vergleicht man die Ultrastruktur der Kanalzellen der Säugetierniere mit den Kanalzellen der Antennendrüse, zeigen sich gewisse Parallelen. In beiden Gruppen sind die Zellen des proximalen Kanalabschnittes mit zahlreichen und langen Mikrovilli ausgestattet, die distalen Kanalzellen besitzen dagegen wenige und kleine Mikrovilli (BERRIDGE - OSCHMAN 1972, DALTON - HAGUENAU 1967). Aufgrund der physiologischen Befunde und des Modells von DIAMOND - BOSSERT (1967, 1968) kann man vermuten, daß Mikrovilli für Resorptionsprozesse von großer Bedeutung sind. Es ist daher anzunehmen, daß im proximalen Kanal die Hauptmenge der gelösten Stoffe der Flüssigkeit entnommen wird. Dafür spricht auch das gut

entwickelte Endoplasmatische Reticulum in diesen Zellen, das für einen Teil resorbierender Zellen charakteristisch sein soll (FAWCETT 1973) (Abb. 31, 32, 39).

Die hyperosmotische Absorption im distalen Kanal bei Säugetiernieren wird u.a. mit der geringen Anzahl an Mikrovilli in Verbindung gebracht (LATTA et al. in DALTON - HAGUENAU 1967, BERRIDGE - OSCHMAN 1972). Diese Vorstellung läßt sich auch auf den distalen Kanal der Gammariden übertragen.

Die Vermutung, daß dem distalen Teil die Aufgabe zufällt, den Urin hypoton zu machen, wird durch das Fehlen einer Harnblase verstärkt, die bei den dekapoden Crustaceen in dieser Funktion eine wichtige Rolle spielt.

Bleibt die Frage offen, wie ist die Sekundärharnbildung bei den Formen zu erklären, die einen isotonen Urin ausscheiden? Aufgrund der Struktur läßt sich dafür keine Erklärung finden. Hier müßten andere Wege genommen werden, um das Problem zu klären (s.u.).

Je nach Konzentration des Außenmediums müssen die Funktionen der Antennendrüsen der Gammariden schwerpunktmäßig verlagert werden.

Befinden sich die Tiere in einem verdünnten Medium, müssen die Antennendrüsen ständig einströmendes Wasser aus dem Körper eliminieren. Versuche von LOCKWOOD und INMAN (1973) an *G. duebeni* zeigten, daß die Urinflußrate sich um das 15fache erhöht, wenn das Tier von 100 % Seewasser in 2 % Seewasser umgesetzt wird. Weiterhin müssen die Antennendrüsen bei vermehrtem Urinfluß Ionen zurückhalten, um die Hämolympchkonzentration konstant zu halten. Für Natriumionen konnte LOCKWOOD (1965) folgendes zeigen: Bei *G. duebeni*, der in einem Außenmedium von 2 - 50 % Meerwasserkonzentration gehalten wurde, blieb der Gesamtverlust an

Natriumionen konstant (d.h. Verlust über die Körperoberfläche plus Verlust durch den Urin). Diese Konstanz wurde erreicht, indem einmal die Natriumkonzentration des Urins und zum anderen der Aufnahmemechanismus über die Körperoberfläche reguliert wurden. Je verdünnter das Außenmedium wurde, desto weniger Natriumionen wurden mit dem Urin ausgeschieden. Bei isotoner Harnausscheidung gehen 80 % des Natriums mit dem Harn verloren im Gegensatz zu anderen Krebsen mit isotoner Harnbildung, bei denen der Natriumverlust überwiegend über die Körperoberfläche erfolgt.

Aufgrund ihrer Beobachtungen folgerten LOCKWOOD (1964), SUTCLIFFE (1967a, b) und LOCKWOOD und INMAN (1973a), daß ein System vorhanden sein muß, das sowohl die hypotone Harnbildung als auch die aktive Aufnahme an der Körperoberfläche kontrolliert bzw. steuert.

LOCKWOOD und INMAN (1973a) konnten zeigen, daß G. duebeni in verdünntem Medium, in dem er eine konstante Hämolympkonzentration aufrecht erhält, die Permeabilität seiner Körperoberfläche herabsetzt und den Ionenverlust über den Urin drosselt. In hohen Außenkonzentrationen dagegen erhöht sich die Permeabilität der Körperoberfläche um das Dreifache. LOCKWOOD (1964) nimmt eine hormonale Beeinflussung dieser Vorgänge an. Auch SUTCLIFFE (1967a, b) vermutete aufgrund seiner Beobachtungen, daß bei den Gammariden ein hormoneller Einfluß auf die Harnbildung bzw. den Aufnahmemechanismus über die Körperoberfläche ausgeübt wird. Versuche von PETERSON und LOIZZI (1974) zeigen, daß die Funktion der Antennendrüsen des Flußkrebsses unter hormonaler Kontrolle steht...

In einer zusammenfassenden Darstellung über die Natur und Funktion von Neurohormonen aus dem Augienstiel der dekapoden Crustaceen meint KELLER (1975), daß eine Beteiligung neuroendokriner Faktoren bei der Aufrechterhaltung des

"Hydromineralgleichgewichts" (KELLER 1975) als gesichert angenommen werden kann. Nach biochemischen Untersuchungen kann die Existenz eines Neurohormons, das den Wasser-einstrom im hypoosmotischen Milieu hemmt und evtl. eine gleichzeitige Natriumaufnahme stimuliert, als erwiesen angesehen werden. Es sei aber nicht auszuschließen, daß zwei verschiedene Hormone zu diesem System gehören, ein diuretisches und ein antidiuretisches.

Nachdem versucht wurde, aus der Ultrastruktur Rückschlüsse auf die Funktion des Sacculus und des Nephridialkanals zu ziehen, soll zum Schluß noch eine kurze Betrachtung über eine mögliche Funktion der "Drüsenzellen" erfolgen.

Die Morphologie dieser "Drüsenzellen" - die hohe Anzahl der Mitochondrien vom Tubulityp, die vielen Zisternen des glatten Endoplasmatischen Reticulums und die zahlreichen Glykogenpartikel - machen eine Vielzahl von Funktionen möglich (Abb. 33, 45, 46, 47, 48). Ohne chemische und physikalische Methoden lassen sich allein aus den morphologischen Strukturen keine einwandfreien Rückschlüsse ziehen.

Aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit mit Chloridzellen von Fischen (KESSEL und BEAMS 1962, PHILPOTT und COPELAND 1963, PÉTRIK 1968, THREADGOLD und HOUSTON 1964) wird die Meinung vertreten, daß es sich hier um Chlorid- bzw. Ionenspeicherzellen handeln könne. Es erscheint sinnvoll, Argumente für eine Beteiligung der Drüsenzellen am Ionen-transport zu finden. *G. duebeni* ist die stärkste euryhaline Art und vielfach der größten Verdünnung des Außenmediums ausgesetzt. Die untersuchten Exemplare von *G. duebeni* besitzen gegenüber den anderen untersuchten Arten die meisten und größten "Drüsenzellen". Da *G. duebeni* seine Hämolympchkonzentration über einen weiten Bereich der Mediumskonzentrationen konstant hält, wäre folgendes Modell vorstellbar:

In diesen Zellen werden Ionen gespeichert und je nach äußerer, osmotischer Belastung entweder in die Hämolymphe oder in die Nephridialkanalzellen und dann in den Harn abgegeben. Die Zellen würden damit die Aufrechterhaltung einer gleichbleibenden Hämolymp hkonzentration unterstützen.

Aus der hohen Anzahl der Mitochondrien in den Zellen, die vom Aktivitätszustand der Zellen abhängig zu sein scheint, kann man schließen, daß die Transportprozesse z.T. aktiver Natur sein müssen. Vorstellbar wäre der aktive Transport einer bestimmten Ionensorte, die anderen Ionen würden dann dem elektrochemischen Gradienten folgend nachwandern.

Um welche Ionen es sich hierbei handeln könnte und welchen Weg sie durch die Zellen nehmen, läßt sich aus der Ultrastruktur allein nicht sagen.

Es wurde der Versuch unternommen, in den Zellen nach der Methode KOMNICK (1962) und KOMNICK und BIERTHER (1969) Chlorid nachzuweisen. Die Ergebnisse aus diesen Versuchsreihen konnten allerdings nicht gewertet werden, da das Gewebe aufgrund des niedrigen pH-Wertes des Fixierungsmittels völlig zerstört war. Man müßte daher mit anderen histochemischen Methoden und mit Hilfe des Elektronenmikroskops versuchen, die Ionen zu identifizieren. Hierbei könnte man auch feststellen, welchen Weg die verschiedenen Ionen durch die Zellen nehmen: ob sie durch das tubuläre Netzwerk des Endoplasmatischen Reticulums oder durch das Cytoplasma wandern.

Weiterhin wäre es wichtig nachzuweisen, ob das glatte Endoplasmatische Reticulum in direktem Kontakt mit der Zellmembran steht (Abb. 51a - 51c), so wie es für verschiedene Chloridzellen von Fischen beschrieben wird (PÉTRIK 1968, PHILPOTT et al. 1963, THREADGOLD et al. 1964).

Falls dies der Fall wäre, müßte dieses System als extrazellulärer Raum aufgefaßt werden, und die in ihm wandernden Ionen würden lediglich die Basalmembran, dagegen nicht die Zellmembran, als Barriere passieren müssen.

Um diese Frage zu klären, könnte man einen Stoff, der keine Zellmembranen durchdringen kann, in die Hämolymphe injizieren und sehen, ob diese Substanz in dem Endoplasmatischen Reticulum wiederzufinden ist. Versuche in dieser Richtung wurden mit Lanthansalzen an Fischkiemen unternommen (Lit. in MAETZ und BORNANCIN 1975). Es konnte gezeigt werden, daß Lanthansalze, die sich nur im extrazellulären Raum bewegen, aber keine Zellmembranen durchdringen können, im tubulären Netzwerk lokalisiert waren.

Die oben ausgeführten Betrachtungen streifen nur einen möglichen Funktionsbereich der "Drüsenzellen". Da dieser aber als der Wahrscheinlichste erscheint, beschränkt sich die Diskussion über die Funktion der "Drüsenzellen" auf diesen einen Aspekt. Andere Funktionen sind aber ebenso vorstellbar, bzw. nicht auszuschließen.

Dem Ausführgang am Ende der Antennendrüse wird aufgrund seiner Struktur keine wesentliche Funktion an der Sekundärharnbildung zugeschrieben. Seine Aufgabe wird es sein, den Harn nach außen zu leiten.

Zusammenfassend möchte ich aufgrund der eigenen Beobachtungen und der vorliegenden physiologischen Ergebnisse die Antennendrüsen der Gammariden überwiegend als Organe der Osmo- und Ionenregulation betrachten. Eine Exkretionsfunktion wird ihnen nur im geringen Maße zufallen.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Die Antennendrüsen einiger euryhaliner und mariner Gammarrusarten wurden licht- und elektronenmikroskopisch untersucht. Bei allen untersuchten Arten besteht das Nephridialorgan aus Sacculus, Trichterapparat, Nephridialkanal und Ausführgang.

Das Sacculusepithel setzt sich aus Podocyten zusammen. Als Initialprozeß der Primärharnbildung wird eine Ultrafiltration vermutet.

Der Trichterapparat besteht aus sechs Muskelzellen. Ihm wird der Funktionsmechanismus einer Saug-Druck-Pumpe und damit eine Einflußnahme auf die Primärharnbildung und Urinflußrate zugeschrieben.

Der Nephridialkanal setzt sich aus einem proximalen und distalen Abschnitt zusammen. Die Zellen beider Abschnitte weisen die Charakteristika transportierender Epithelien auf: Mikrovillisaum, laterale Verzahnungen, basale Einfaltungen, Mitochondrienreichtum, ausgeprägtes Endoplasmatisches Reticulum. Den Nephridialkanalzellen sitzen "Drüsenzellen" mit nicht geklärter Funktion auf. Eine mögliche Funktion wird diskutiert.

Die Ausführgangszellen ähneln Epidermiszellen. Zum Kanallumen werden die Zellen von einer Kutikula begrenzt; ihnen wird keine besondere Funktion an der Harnbildung zugeordnet.

Struktur und Funktion der Antennendrüsen einiger Gammariiden werden diskutiert und mit Exkretionsorganen anderer Tiergruppen verglichen.

6. LITERATURVERZEICHNIS

- ALTNER, H.: Die Ultrastruktur der Labialnephridien von *Onychiurus quadriocellatur* (Collembola).
J. Ultrastruct. Res. 24, 349 - 366 (1968)
- AMON, H.: Untersuchungen an der Niere des Siebenschläfers (*Glis glis* L.) im Winterschlaf und im sommerlichen Wachzustand.
Z. Zellforschung 76, 349 - 354 (1967)
- ASHWORTH, C.T., F.J. LUIBEL und S.C. STEWART:
The Fine Structural Localization of Adenosine Triphosphatase in the Small Intestine, Kidney, and Liver of the Rat.
J. Cell Biol. 17, 1 - 18 (1963)
- BEADLE, L.C. und J.B. CRAGG: Studies on the adaptation to salinity of *Gammarus* spp.
I. Regulation of blood and tissues and the problem of adaptation to fresh water.
J. exp Biol. 17, 153 - 163 (1940)
- BERRIDGE, M.J. und J.C. OSCHMAN: A structural basis for fluid secretion by malpighian tubules.
Tissue u. Cell 1, 247 - 272 (1969)
- Transporting Epithelia.
Academic Press, New York - London (1972)
- BRANDENBURG, J.: Die Reusenform der Cyrtocyten.
Zool. Beiträge 12 N.F., 345 - 417 (1966)
- BRANDENBURG, J. und G. KÜMMEL: Die Feinstruktur der Solenocyten.
J. Ultrastr. Res. 5, 437 - 452 (1961)

BRAUN, G., G. KÜMMEL und J.A. MANGOS: Studies on the ultrastructure and function of a primitive excretory organ, the protonephridium of the Rotifer *Asplanchna periondonta*.

Pflügers Archiv 289, 141 - 154 (1966)

BRONN, H.G.: Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

Arthropoda. Bd. V, II Abt. 369 - 385 (Lpz. 1901)

BURGER, J.W.: The general form of excretion in the lobster *Homarus*.

Biol. Bull. 113, 207 - 223 (1957)

DALTON, A.J. und F. HAGUENAU: Ultrastructure in Biological Systems. Vol. 2 Ultrastructure of the Kidney.

Academic Press, New York - London (1967)

DIAMOND, J.M. und W.H. BOSSERT: Standing-gradient osmotic flow. A mechanism for coupling of water and solute transport in epithelia.

J.gen. Physiol. 50, 2061 - 2083 (1967)

--- Functional consequences of ultrastructural geometry in "backwards" fluid-transporting epithelia.

J.Cell.Biol. 37, 694 - 702 (1968)

EL-HIFNAWI, E.-S.: Topographie und Ultrastruktur der Maxillarnephridien von Diplopoden.

Z.wiss.Zool.Leipzig 186, 118 - 148 (1973)

EL-HIFNAWI, E.-S. und G. SEIFERT: Über den Feinbau der Maxillarnephridien von *Polyxenus lagurus* (L.)

(Diplopoda).

Z.Zellforsch. 113, 518 - 530 (1971)

FARQUHAR, M.G.: An electron microscope study of glomerular permeability.

Anat.Record 136, 191 (1960)

FARQUHAR, M.G., S.L. WISSIG und G.E. PALADE:

Glomerular permeability. Ferritin transfer across
the normal glomerular capillary wall.

J.Exptl. Med. 113, 47 (1961)

FAWCETT, D.W.: Atlas zur Elektronenmikroskopie der Zelle.

Übersetzt von J. STAUBESAND.

Urban und Schwarzenberg (1973)

FLORKIN, M. und B.T. SCHEER: Chemical Zoology. Vol. VI,

Arthropoda Part B

Academic Press, New York - London (1971)

FLOREY, E.: Lehrbuch der Tierphysiologie.

Georg Thieme Verlag Stuttgart (1970)

FUJITA, T., J. TOKUNAGA und M. EDANAGA:

Scanning Electron Microscopy of the Filtration
Membrane in the Rat Kidney.

Cell Tiss. Res. 166, 299 - 314 (1976)

GEYER, G.: Ultrahistochemie.

2. Auflage Gustav Fischer Verlag, Stuttg. (1973)

GROEPLER, W.: Feinstruktur der Coxalorgane bei der Gattung

Ornithodoros.

Dissertation (1968)

--- Feinstruktur der Coxalorgane bei der Gattung

Ornithodoros.

Z.wiss.Zool. 178, 235 - 275 (1969)

GROSS, W.J.: Glucose absorption from the urinary bladder
of a crab.

Comp. Biochem. Physiol 20, 313 - 317 (1967)

- GROSS, W.J. und R. CAPEN: Some functions of the urinary bladder in a crab.
Biol. Bull. Woods Hole 131, 272 - 291 (1966)
- HAUPT, J.: Zur Feinstruktur der Labialdrüse des Silberfischchens *Lepisma saccharina* (L.)
(Thysanura, Insecta).
Dissertation (1968)
- Zur Feinstruktur der Labialdrüse des Silberfischchens *Lepisma saccharina* (L.)
(Thysanura, Insecta).
Z.Zellforsch. 101, 401 - 407 (1969)
- HIRSCH, G.W.: Grundlagen der Cytologie.
Gustav Fischer Verlag Jena (1974)
- HOWSE, H., V.J. FERRANS und R. HIBBS: A Light and Electron Microscopic Study of a Crayfish, *Procambarus clarkii*.
II. Fine Structure
J. Morphol. 133, 353 - 374 (1971)
- HYNES, H.B.N.: The ecology of *Gammarus duebeni* Lilljeborg and its occurrence in fresh water in Western Britain.
J.Anim. Ecol. 23, 38 - 84 (1954)
- JENSEN, H.: Ultrastructural Studies of the Hearts in *Arenicola marina* (Annelida: Polychaeta).
Cell Tiss. Res. 156, 127 - 144 (1974)
- KARNOWSKY, M.J. und G.B. RYAN: Substructure of the glomerular slit diaphragm in freeze-fractured normal rat kidney.
J.Cell Biol. 65, 233 - 236 (1975)

- KEFALIDES, N.A. und R.J. WINZLER: The chemistry of glomerular basement membrane and its relation to collagen. Biochemistry 5, 702 - 712 (1966)
- KEIDEL, W.: Kurzgefaßtes Lehrbuch der Physiologie. Georg Thieme Verlag, Stuttgart (1967)
Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 4. Auflg. (1975)
- KELLER, R.: Natur und Funktion von Neurohormonen aus dem Augienstiel der dekapoden Crustaceen. Verhdlg. Dtsch. Zool. Ges. 1975, 47 - 58 (1975)
- KESSEL, R.G. und H.W. BEAMS: Electron microscope studies on the gill filaments of *Fundulus heteroclitus* from sea water and fresh water with special reference to the ultrastructural organization of the "chloride cells". J. Ultrastr. Res. 6, 77 - 87 (1962)
- KINNE, O.: Die Gammarus-Arten der Kieler Bucht. Zool. Jb. (Syst.) 82, 405 - 424 (1954)
- KIRSCHNER, L.B. und S. WAGNER: The site and permeability of the filtrations locus in the crayfish antennal gland. J. Exp. Biol. 43, 385 - 395 (1965)
- KLÖVEKORN, U.: Das Organsystem der Blutbewegung bei *Gammarus pulex*. Z. wiss. Zool. 146, 153 - 192 (1935)
- KOECHLIN, N.: Ultrastructure du plexus sanguin perioesophagien, ses relations avec la néphridie de *Sabella pavonina* Sav. C.R. Acad. Sc. Paris 262, Ser. D, 1266 - 1269 (1966)

KOMNICK, H.: Elektronenmikroskopische Lokalisation von Na^+ und Cl^- in Zellen und Geweben.
Protoplasma 55, 414 - 418 (1962)

KOMNICK, H. und M. BIERTHER: Zur histochemischen Ionenlokalisation mit Hilfe der Elektronenmikroskopie unter besonderer Berücksichtigung der Chloridreaktion.
Histochemie 18, 333 - 362 (1969)

KÜMMEL, G.: Das Terminalorgan der Protonephridien, Feinstruktur und Deutung der Funktion.
Z. Naturforsch. 13b, 677 - 679 (1958)

--- Das Coelomsäckchen der Antennendrüse von *Cambarus affinis* Say (Decapoda, Crustacea).
Zool. Beiträge 10. Bd., 2. Heft, 227 - 252 (1964)

--- Die Podocyten.
Zool. Beiträge N.F. 13, 245 - 263 (1967)

--- The Physiology of Protonephridia.
Fortschr. d. Zool. 23, 2/3, 18 - 32 (1975)

KÜMMEL, G., H. CLAASSEN und R. Keller:
Zur Feinstruktur von Cuticula und Epidermis beim Flußkreb *Orconectes limosus* während eines Häutungszyklus.
Zellforsch. 109, 517 - 551 (1970)

KURTZ, S.M. und J.D. FELDMANN: Experimental studies of the glomerular basement membrane.
J. Ultrastr. Res. 6, 19 - 27 (1962)

KURTZ, S.M. und J.F.A. MAC MANUS: The fine Structure of the human glomerular Basement Membrane.
J. Ultrastr. Res. 4, 81 - 97 (1960)

LATTA, H.: The glomerular capillary wall.

J. Ultrastr. Res. 32, 526 - 544 (1970)

LAI-FOOK, J.: The structure of developing muscle insertions in insects.

J. Morphol. 123, 503 - 528 (1967)

LOCKWOOD, A.P.M.: The urine of *Gammarus duebeni* and *Gammarus pulex*.

J. Exp. Biol. 38, 647 - 658 (1961)

--- Activation of the sodium uptake system at high blood concentrations in the amphipod *Gammarus duebeni*.

J. Exp. Biol. 41, 447 - 458 (1964)

--- The relative losses of sodium in the urine and across the body surface in the amphipod *Gammarus duebeni*.

J. Exp. Biol. 42, 56 - 69 (1965)

LOCKWOOD, A.P.M. und C.B.E. INMAN: Problems of Volume Regulation and Excretion in some Marine and Brackish Water Crustacea.

Proc. Challenger Society IV No. 5 (1973a)

--- Water Uptake and Loss in Relation to the Salinity of the Medium in the Amphipod Crustacean *Gammarus duebeni*.

J. Exp. Biol. 58, 148 - 163 (1973b)

LOCKWOOD, A.P.M., C.B.E. INMAN und T.H. COURTENAY:
The Influence of Environmental Salinity of the Water Fluxes of the Amphipod Crustacean *Gammarus duebeni*.

J. Exp. Biol. 58, 137 - 148 (1973)

MAETZ, J. und M. BORNANCIN: Biochemical and biophysical aspects of salt excretion by chloride cells in teleosts.

Fortschr. d. Zool. 23, 2/3, 322 - 362 (1975)

- MALUF, N.S.R.: On the anatomy of the kidney of the crayfish and on the absorption of chloride from fresh-water by this animal.
Zool. Jb. Physiol. 59, 515 - 534 (1939)
- Secretion of inulin, xylose and dyes and its bearing on the manner of urine-formation by the kidney of the Crayfish.
Biol. Bull. 81, 235 - 260 (1941)
- MILNE, D. und R. ELLIS: The Effect of Salinity Acclimation on the Ultrastructure of the Gills of *Gammarus oceanicus*.
Z. Zellforsch. 139, 311 - 318 (1973)
- MORELLI, G.: Zu Struktur und Funktion der Antennendrüse von *Gammarus pulex*.
Dissertation (unveröffentl. 1974)
- NOLTE, A.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen zum Natrium- und Chloridionentransport in der proximalen Tubuluszelle der Rattenniere.
Z. Zellforsch. 72, 562 - 573 (1966)
- ORLOFF, J., R. BERLINER und S. GEIGER:
Handbook of Physiology.
Sect. 8 Ren. Physiology
American Physiological Society Washington (1973)
- PALADE, G.E.: A study of fixation for electron microscopy.
J. Exp. Med. 95, 285 - 298 (1952)
- PEASE, D.C.: The fine structure of the kidney seen by the electron microscopy.
J. Histochem. Cytochem. 3, 295 - 301 (1955)

- PETERS, H.: Über den Einfluß des Salzgehaltes im Außenmedium auf den Bau und die Funktion der Exkretionsorgane dekapoder Crustaceen.
Z. Morph. Ökol.d.Tiere 30, 355 - 381 (1935)
- PETERSON, D.R. und R.F. LOIZZII: Ultrastructure of the Crayfish Kidney. Coelomsac, Labyrinth, Nephridial Canal.
J. Morphol. 142, 241 - 264 (1974)
- Fluid Reabsorption in the Crayfish Kidney Labyrinth.
J. Exp. Zool. 189, 85 - 100 (1974)
- PÉTRIK, P.: The Demonstration of Chlorid Ions in the "Chlorid Cells" of the Gills of Eels (*Anguilla anguilla* L.) Adapted to Sea Water.
Z. Zellforsch. 92, 422 - 427 (1968)
- PHILPOTT, C.W. und D.E. COPELAND: Fine structure of chloride cells from three species of *Fundulus*.
J. Cell Biol. 18, 389 - 404 (1963)
- PIERCE, G.B. und P.K. NAKANE: Basement membranes synthesis and deposition in response to cellular injury.
Lab. Invest. 21, 27 - 41 (1969)
- PITTS, R.: Physiologie der Niere und der Körperflüssigkeiten.
F.K. Schattauer Verlag, Stutt. - New York (1972)
- PONTIN, R.: A comparative account of the Protonephridia *Asplanchna* (Rotifera) with special reference to the flame bulbs.
Proc. Zool. Soc. London 142, 511 - 525 (1964)
- POTTS, W.T.W. und G. PARRY: Osmotic and Ionic Regulation in Animals.
Pergamon Press, Oxford (1964)

- REIMER, L.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen und
Praeparationsmethoden. 2. Aufl.
Springer Verlag Berlin - Heidelberg - New York (1967)
- REIN, H. und M. SCHNEIDER: Einführung in die Physiologie
des Menschen. 16. Aufl.
Springer Verlag Berlin - Heidelberg - New York (1971)
- REYNOLDS, E.S.: The use of lead citrate at high pH as
electron opaque stain in electron microscopy.
J. Cell Biol. 17, 208 (1963)
- RHODIN, J.A.G.: The Diaphragm of Capillary Endothelial
Fenestrations.
J. Ultrastr. Res. 6, 171 - 185 (1962)
- RICHARDSON, K.C. und L.J. JARRET und E.H. FINKE:
Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning
in electron microscopy.
Stain technol. 35, 313 - 323 (1960)
- RIEGEL, J.A.: Micropuncture studies of chloride concentra-
tion and osmotic pressure in the crayfish antennal
gland.
J. Exp. Biol. 40, 487 - 492 (1963)
- Micropuncture studies of the concentrations of sodium,
potassium and inulin in the crayfish antennal gland.
J. Exp. Biol. 42, 379 - 384 (1965)
- Analysis of formed bodies in urine removed from the
crayfish antennal gland by micropuncture.
J. Exp. Biol. 44, 387 - 395 (1966)
- RIEGEL, J.A. und M.A. COOK: Recent studies of excretion
in crustacea.
Fortschr. d. Zool. 23, 48 - 75 (1975)

- RIEGEL, J.A. und L.B. KIRSCHNER: The excretion of inulin and glucose of the crayfish antennal gland.
Biol. Bull. 118, 226 - 307 (1960)
- RODEWALD, R.M. und M.J. KARNOWSKY: Porous substructure of the glomerular slit diaphragm in the rat and mouse.
J. Cell Biol. 60, 423 - 433 (1974)
- ROGGENHOFER, A.: Zur Kenntnis des Baues der Kieferdrüse bei Isopoden und des Größenverhältnisses der Antennen- und Kieferdrüse bei Meeres- und Süßwassercrustaceen.
Arbeit Zool. Inst. Wien 17, 139 - 156 (1909)
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik.
R. Oldenburg Verlag München Wien (1968)
- SABATINI, D.D., K. BENSCH und R.J. BARNETT:
The Preservation of Cellular Ultrastructure and Enzymatic Activity by Aldehyde Fixation.
J. Cell Biol. 17, 19 - 58 (1963)
- SCHMIDT-NIELSEN, B., K.H. GERTZ und L.E. DAVIS:
Excretion and ultrastructure of the antennal gland of the fiddler crab *Uca mordax*.
J. Morph. 125, 473 - 495 (1968)
- SCHORSTEIN, M.V.: On the Spinkter valve of antennal gland of *Marinogammarus marinus*.
Proc. Royal Soc. Edin. Sect. B 61, 130 - 137 (1941)
- SCHWABE, E.: Über die Osmoregulation verschiedener Krebse. (Malacostraca).
Z. Vergl. Physiol. 19, 183 - 236 (1933)
- SIEWING, R.: Morphologische Untersuchungen an Tanaidaceen und Lophogastriden.
Z. wiss. Zool. 157, 333 - 426 (1954)

- SITTE, H.: Veränderungen im Glomerulum der Rattenniere nach Fremdeiweißgaben und hypothetische Erklärung der glomerulären Ultrafiltration.
Verhandlg. Deut. Ges. Path. 43, 225 - 234 (1959)
- SMITH, D.S.: Insect Cells. Their Structure and Function.
Oliver and Boyd, Edinburgh (1968)
- STRUGGER, S.: Die Uranylkontrastierung für die elektronenmikroskopische Untersuchung der Pflanzenzellen.
Naturwiss. Berlin 43, 357 (1956)
- SUTCLIFFE, D.W.: Sodium regulation in the fresh-water amphipod Gammarus pulex.
J. Exp. Biol. 46, 499 - 518 (1967a)
- Sodium regulation in the amphipod Gammarus duebeni from brackish-water and fresh-water localities in Britain.
J. Exp. Biol. 46, 529 - 550 (1967b)
- Sodium regulation and adaptation to fresh water in gammarid crustaceans.
J. Exp. Biol. 48, 359 - 380 (1968)
- THREADGOLD, L.G. und A.H. HOUSTON: An electron microscope study of the Chloride Cell of Salmo Salar L.
Exp. Cell. Res. 34, 1 - 23 (1964)
- TJØNNELAND, A., R. MYKLEBRUST und H. JENSEN:
The Membrane Systems of the Cardiac Muscle Cell of Cirolana boralis Lilljeborg (Crustacea, Isopoda).
Cell Tiss. Res. 163, 175 - 184 (1975)

- TYSON, G.E.: The fine structure of the maxillary gland of the Brine Shrimp, *Artemia Salina*:
a) The end sac.
Z. Zellforsch. 86, 129 - 138 (1968)
b) The efferent duct.
Z. Zellforsch. 93, 151 - 163 (1969)
- VEJDOVSKY, F.: Zur Morphologie der Antennen- und Schalen-drüse der Crustaceen.
Z. wiss. Zool. 69, 378 - 397 (1901)
- VOGT, W.: Morphologie und Histologie der Antennendrüse der Mysideen.
Z. Morph. Ökol. Tiere 24, 288 - 318 (1932)
- VYE, M.V. and D.A. FISCHMANN: A comparative study of three methods for the ultrastructural demonstration of glycogen in thin sections.
J. Cell Science 9, 727 - 749 (1971)
- WARNER, F.D.: The fine Structure of the Protonephridia in the Rotifer *Asplanchna*.
J. Ultrastr. Res. 29, 499 - 524 (1969)
- WERNTZ, M.O.: Osmotic regulation in marine and freshwater gammarids (*Amphipoda*).
Biol. Bull. mar.biol.Lab. Woods Hole
124, 225 - 239 (1963)
- WESSING, A.: Elektronenmikroskopische Studien zur Funktion der Malpighischen Gefäße bei *Drosophila melanogaster*.
II. Die Gefäße der Puppe.
Protoplasma 56, 433 - 465 (1963)
- WILKE, Ute: Die Feinstruktur des Glomerulus von *Glossobalanus minutus* Kowalesky (*Enteropneusta*).
Cytobiol. 5, 439 - 447 (1972)

WITMER, As.: Die Feinstruktur des Exkretionsorgane von
Octopus.

Diss. 1974

Handbook of Physiology (Herausg.: ORLOFF, J., R. BERLINER
und S. GEIGER)

Sect. 8 Ren. Physiology American Physiological
Society Washington (1973)

Abkürzungen

A	Axon
As	Anheftungsstelle
bE	basale Einfaltungen
BL	Blutlakune
BM	Basalmembran
BZ	Blutzelle
cv	coated vesicle
D	Desmosom
db	dense body
Di	Diaphragma
dNK	distaler Nephridialkanal
DrZ	Drüsenzelle
E	Einfaltung
ER	Endoplasmatisches Reticulum
EZ	Epidermiszelle
G	Glykogen
GK	Golgi-Körper
HD	Hemi-Desmosomen
I	"I-Bande"
IS	Interzellularspalt
K	Kutikula
KS	Kutikulinschicht
L	Lysosom
LA	Lumen des Ausführanges
M	Mitochondrien
MF	Myofibrillen
Mi	Mikrotubuli
MiF	Mikrofilamente
ML	Mikroleisten
MyF	Myofilamente
Mv	Mikrovilli

N	Nukleus
NF	Nervenfaser
NKL	Nephridialkanallumen
NKZ	Nephridialkanalzelle
P	Podocyte
Pe	Pedicelle
PK	Plasmakompartiment
prNK	proximaler Nephridialkanal
rER	rauhes Endoplasmatisches Reticulum
S	Sacculus
sD	septiertes Desmosom
SL	Sacculuslumen
SR	Sarcoplasmatisches Reticulum
T	Trichter
TrL	Trichterlumen
TrZ	Trichterzelle
tw	terminal web
V	Vakuole
Z	"Z-Bande"
ZA	Zellen des Ausführganges

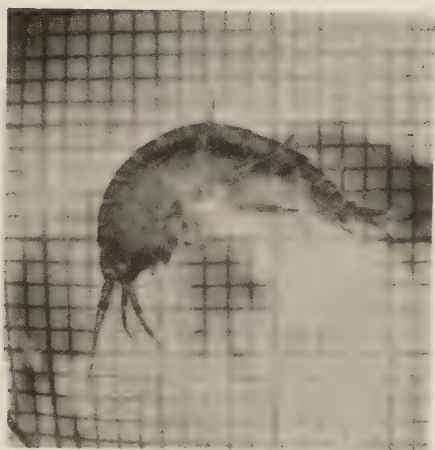
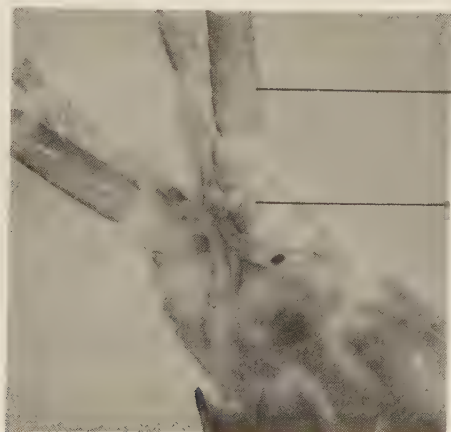


Abb. I Totalansicht Gammarus duebeni



2. Antenne

Ausführpapille

Abb. II Gammarus duebeni, Ventralansicht - 2. Antenne mit Ausführpapille



Abb.1a Längsschnitt durch eine rechte Antennendrüse .
Vergr. 200 x

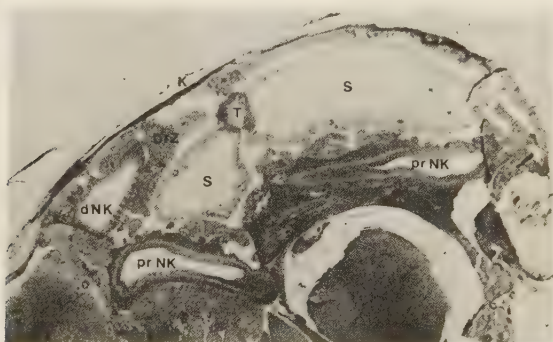


Abb.1b Querschnitt durch eine linke Antennendrüse in Höhe
des Trichterapparates . Vergr. 190 x

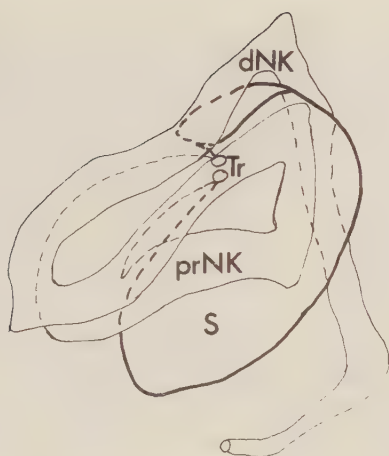


Abb. 1c Modell einer linken Antennendrüse. Vergr. 200 x

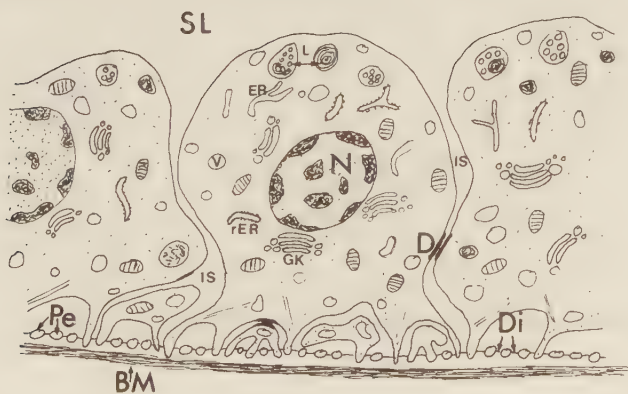


Abb. 1d Schematische Darstellung der Podocyten mit Filtrationsstrukturen

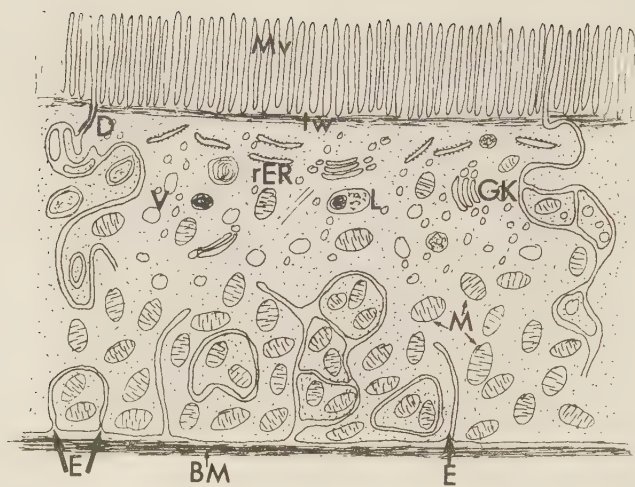


Abb. 1e Schematische Darstellung einer proximalen Nephridialkanal-
zelle

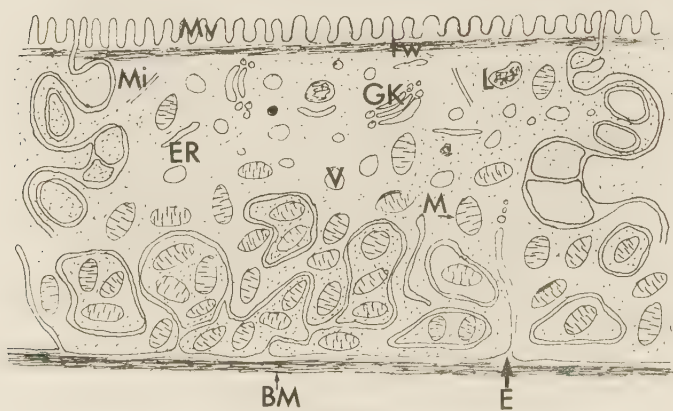


Abb. 1f Schematische Darstellung einer distalen Nephridialkanal-
zelle

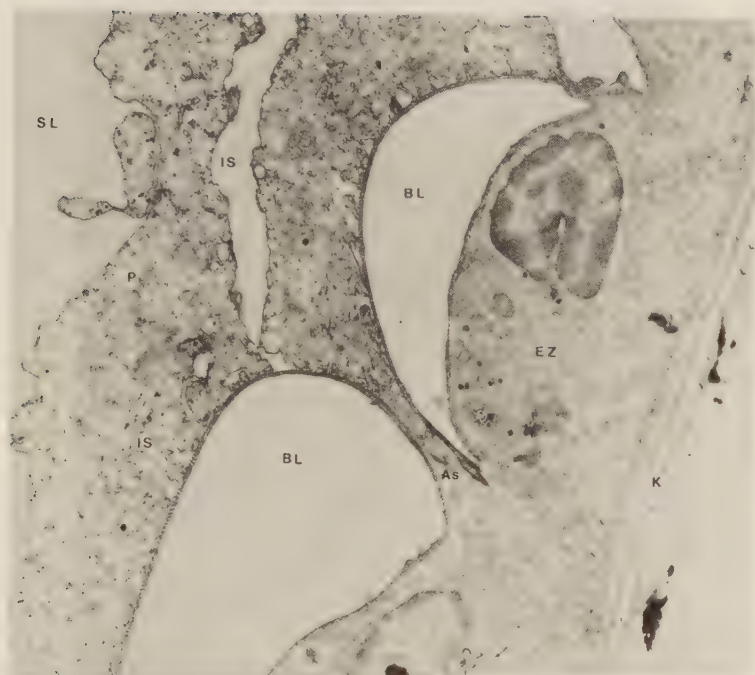


Abb.2a Epithelzellen des Sacculus mit Anheftungsstellen an der Epidermis . Vergr. 5400 x



Abb.2b (Ausschnitt aus Abb.2a) Basaler Bereich einer Epidermis-
zelle am Sacculus . Vergr. 28500 x

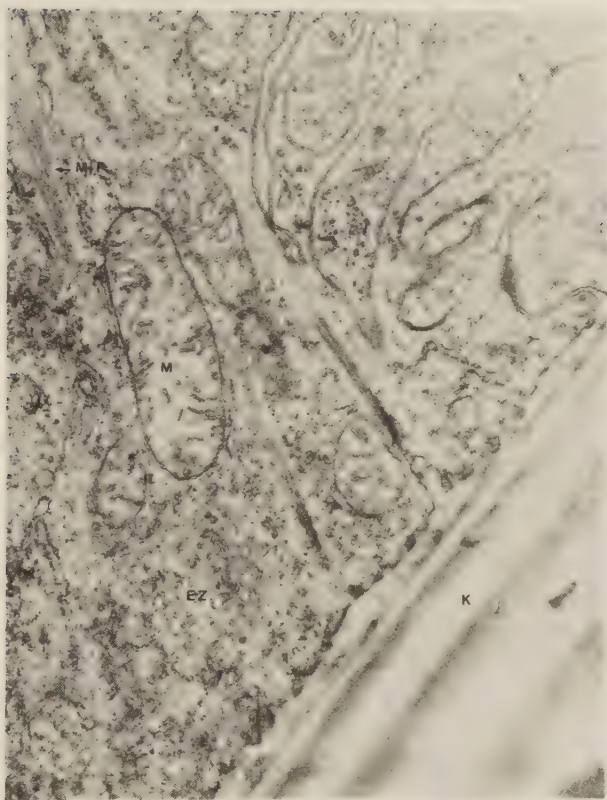


Abb.2c (Ausschnitt aus Abb.2a) Apikaler Bereich einer Epi-
dermiszelle am Sacculus . Vergr. 28500 x

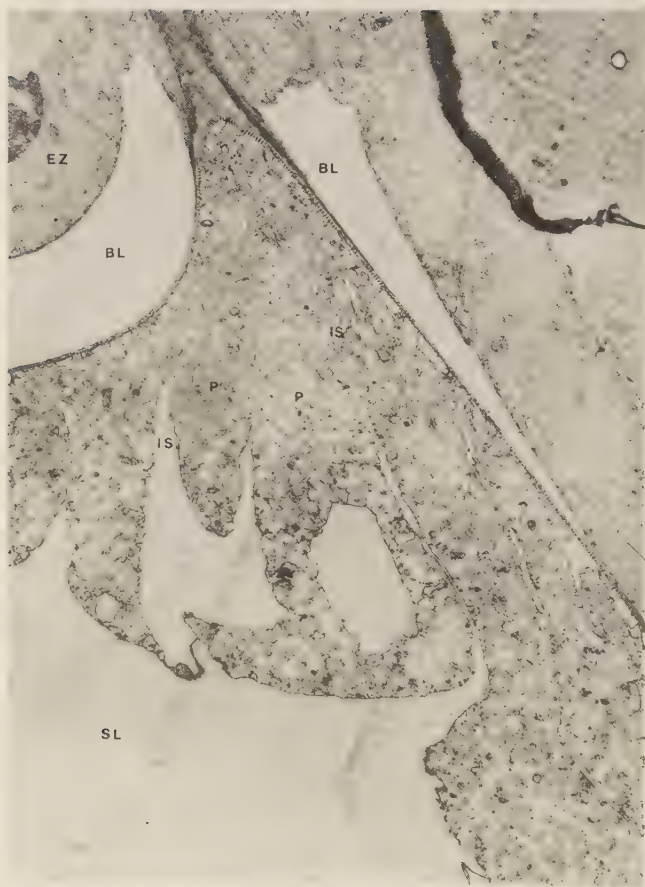


Abb.3 Podocyten mit Anheftungsstelle an der Epidermis .
Vergr. 5400 x

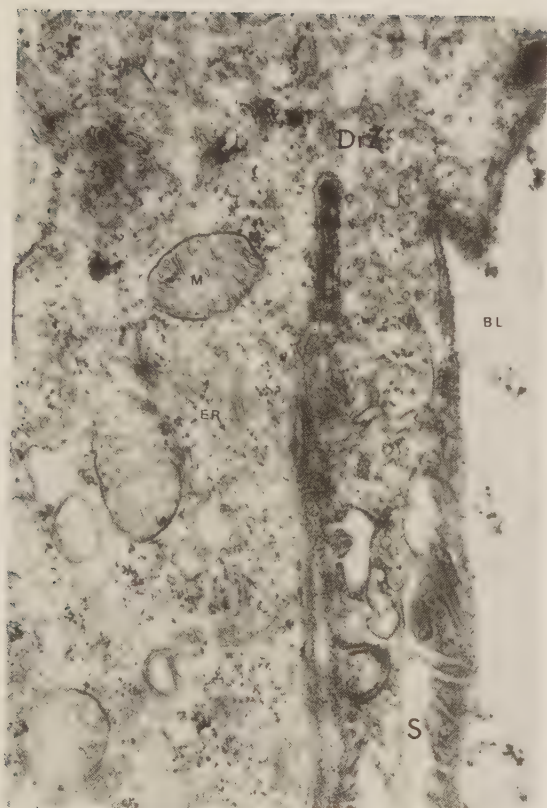


Abb.4 Basaler Bereich des Sacculus , der direkt an eine "Drüsenzelle" reicht . Vergr. 28500 x



Abb.5 Basales Lückensystem des Sacculus in Höhe des Trichter-
apparates . Vergr. 28500 x

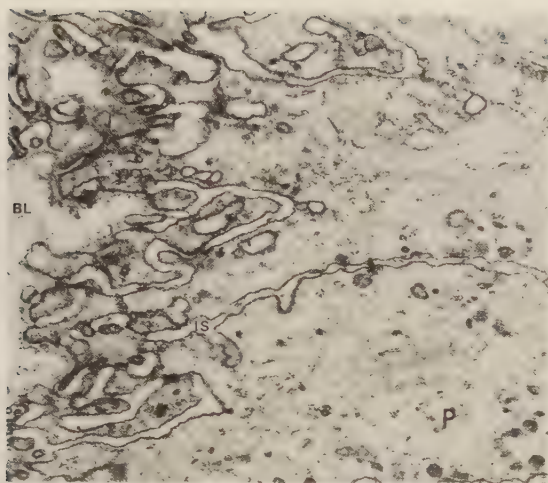


Abb.5a Basales Lückensystem der Podocyten . Vergr. 28500 x

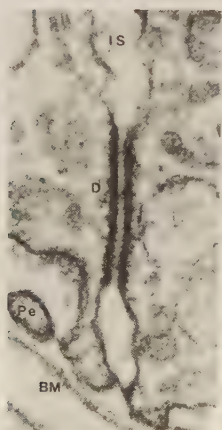


Abb.5b (links),5c (rechts) Desmosomen im basalen Bereich der Epithelzellen . Vergr. 5b 84000x , 5c 13800x

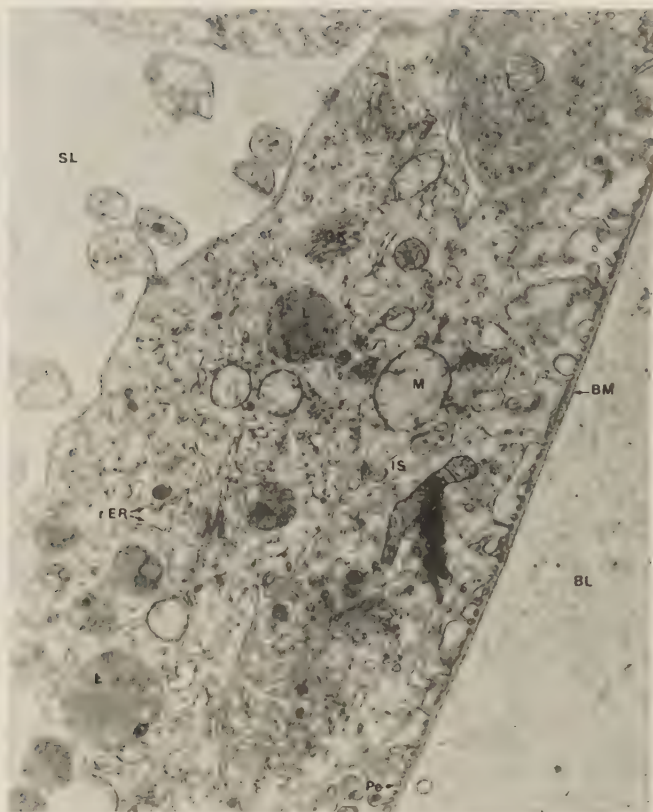


Abb.6 Epithelzellen im Längsschnitt . Vergr. 13800 x

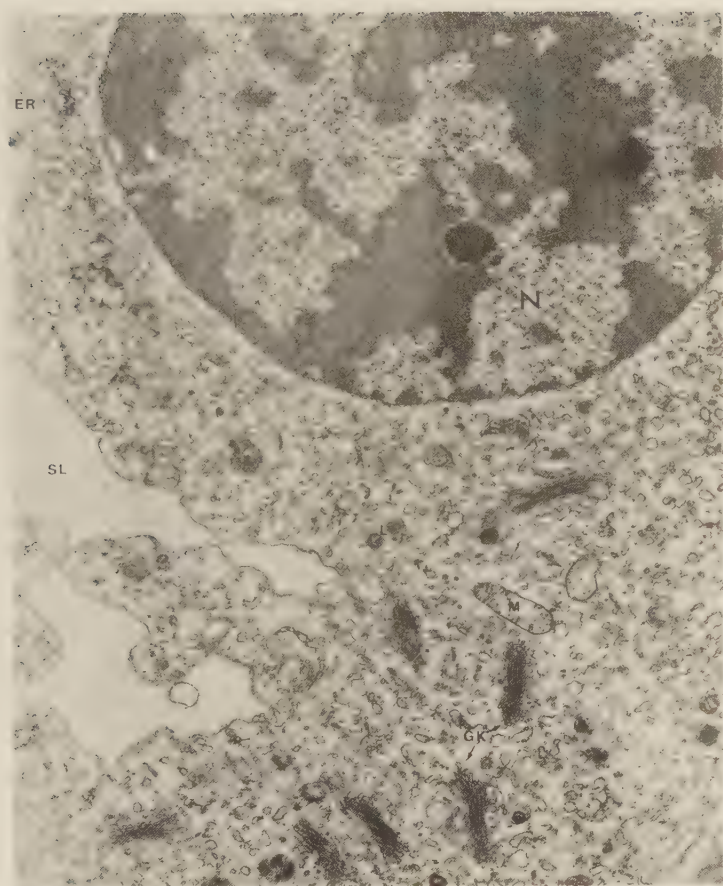


Abb.7 Epithelzelle mit Kern . Vergr. 13800 x

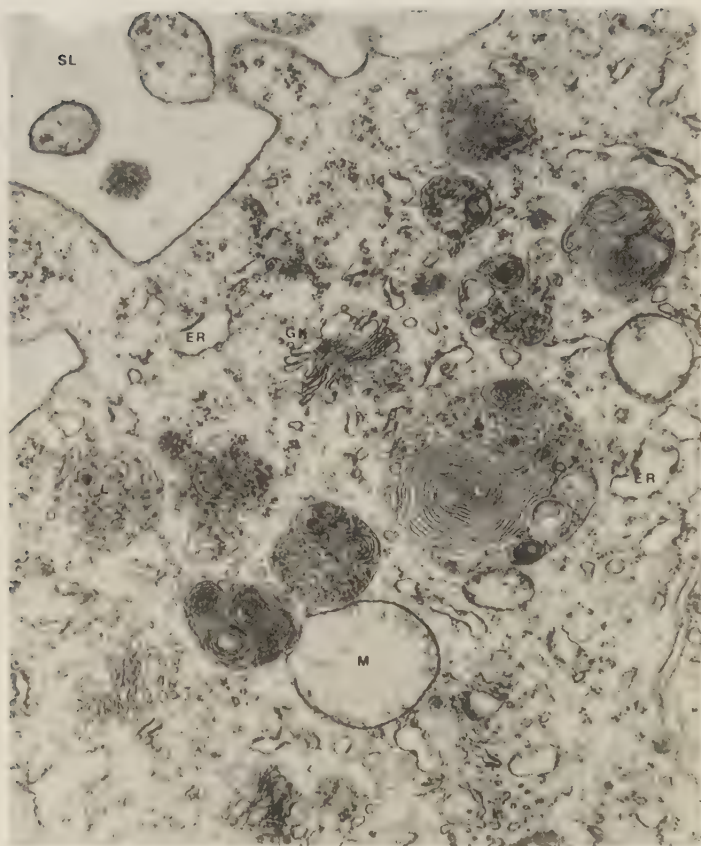


Abb.8 Apikaler Bereich einer Epithelzelle . Vergr. 28500 x



Abb.9a Basaler Bereich einer Epithelzelle . Vergr. 84000 x

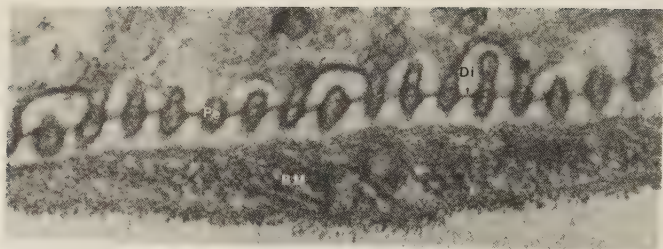


Abb. 9b

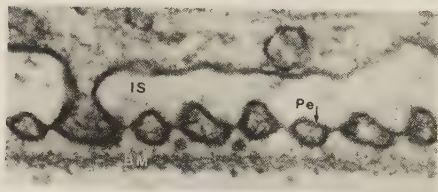


Abb. 9c

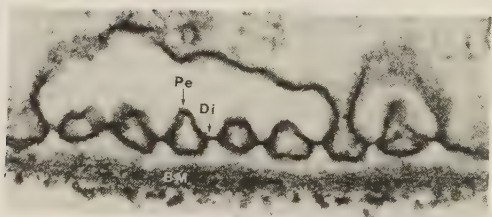


Abb. 9d

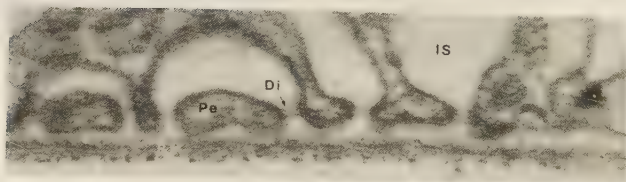


Abb. 9e

Abb. 9b - 9e Querschnitte durch Pedicellen , Diaphragmen und Basalmembran . Vergr. 84000 x

Abb.10a

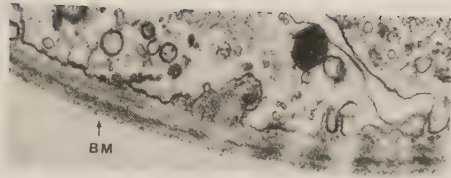


Abb.10b



Abb.10c

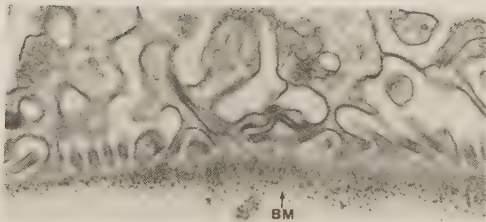


Abb.10a -c Tangentialschnitte durch Pedicellen und Basalmembran . Vergr. 28500 x

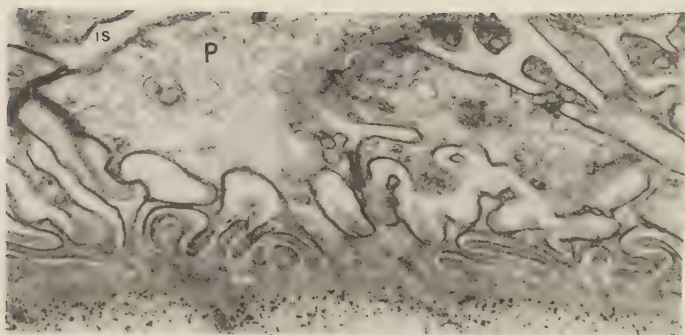


Abb.11a Vergr. 28500 x



Abb.11b Vergr. 84000 x

Abb.11a - b Tangentialschnitt durch Pedicellen , Diaphragmen und Basalmembran. Abb.b Ausschnitt aus Abb.a

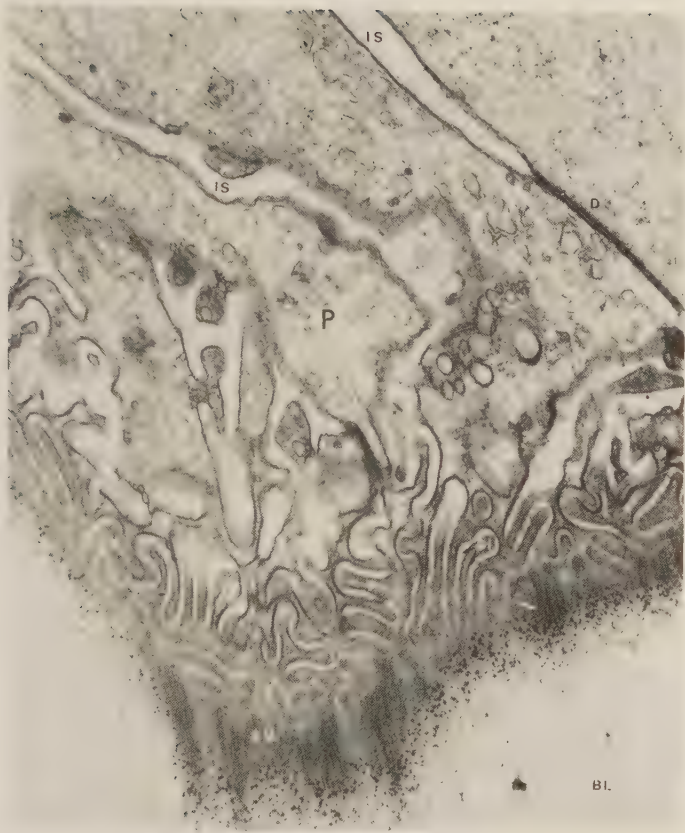


Abb.12a Tangentialschnitt durch Pedicellenregion und Basal-
membran . Vergr. 28500 x



Abb.12b Tangentialschnitt durch Pedicellen und Basalmembran.
Vergr. 84000 x

- (→) Kollagenperiodik der Basalmembranfibrillen
- (→) Diaphragma tangential

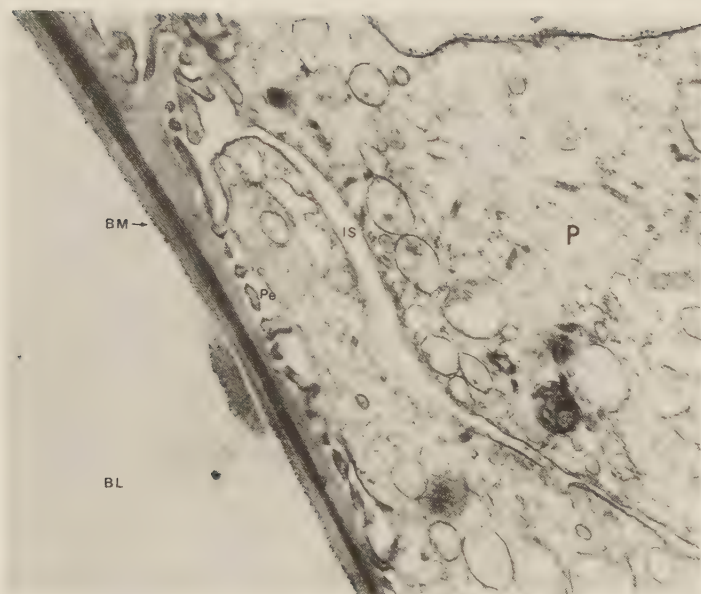


Abb.13 Dreischichtige Basalmembran am Sacculus . Vergr.28500 x

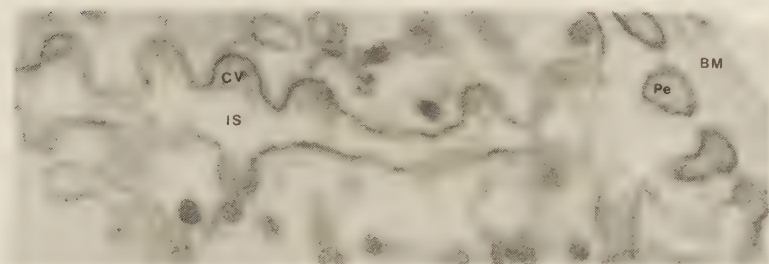


Abb.14 "Coated vesicles" im basalen Bereich der Epithelzellen. Vergr. 84000 x

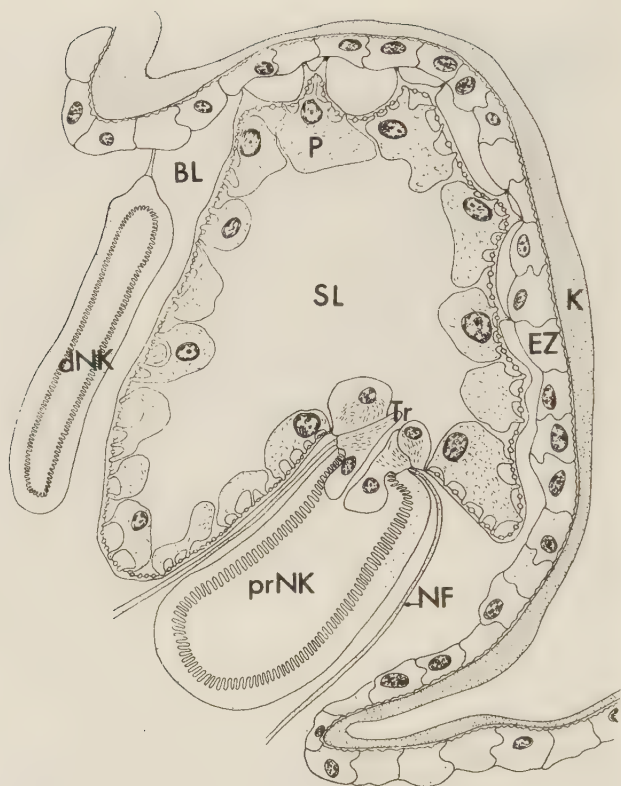


Abb. 15 Schematische Darstellung einer Antennendrüse. Längs-
schnitt durch den Trichterapparat. Vergr. 400 x

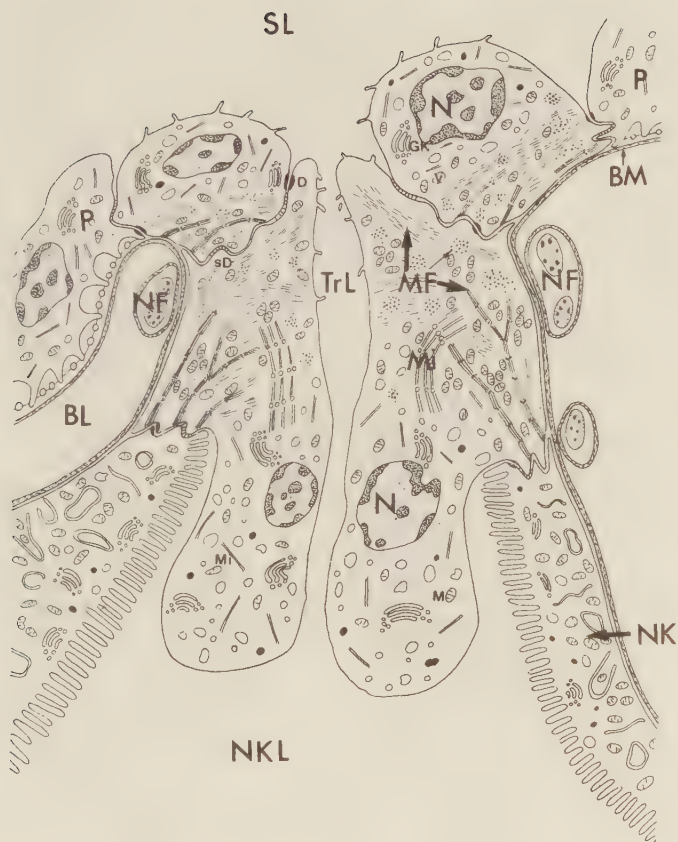


Abb. 16 Schematische Darstellung eines Längsschnittes durch den Trichterapparat. Vergr. 2000 x

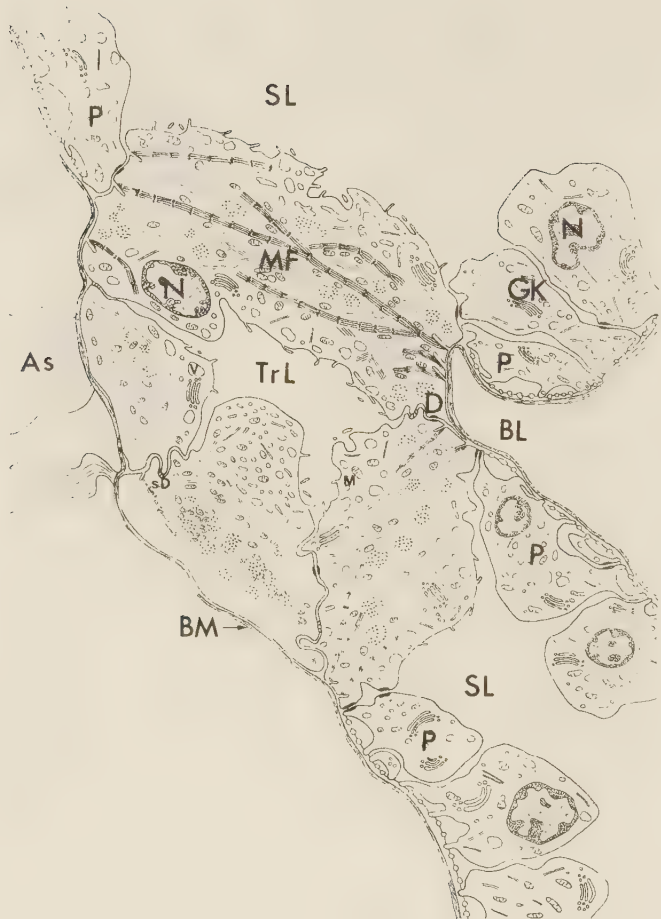


Abb. 17 Schematische Darstellung eines Querschnittes durch den Trichterapparat in Höhe der vorderen Trichterzellen. Vergr. 2000



Abb. 18 Schematische Darstellung eines Querschnittes durch den Trichterapparat in Höhe der hinteren Trichterzellen. Vergr. 2000 x



Abb.19 Längsschnitt durch eine hintere Trichterzelle .
Vergr. 5400 x

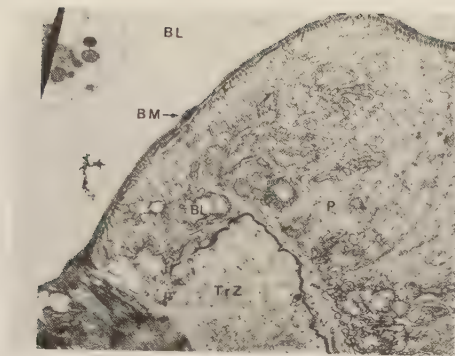


Abb.20a Vordere Trichterzelle - Epithelzellen des Sacculus .
Vergr. 6900 x

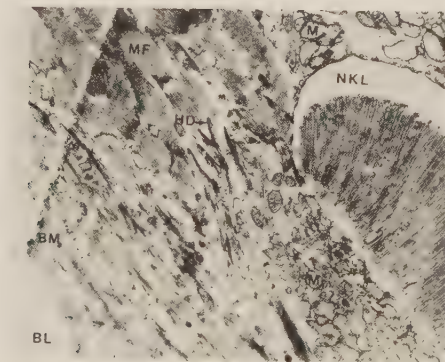


Abb.20b Hintere Trichterzelle - Epithelzelle des proximalen
Nephridialkanals . Vergr. 6900 x

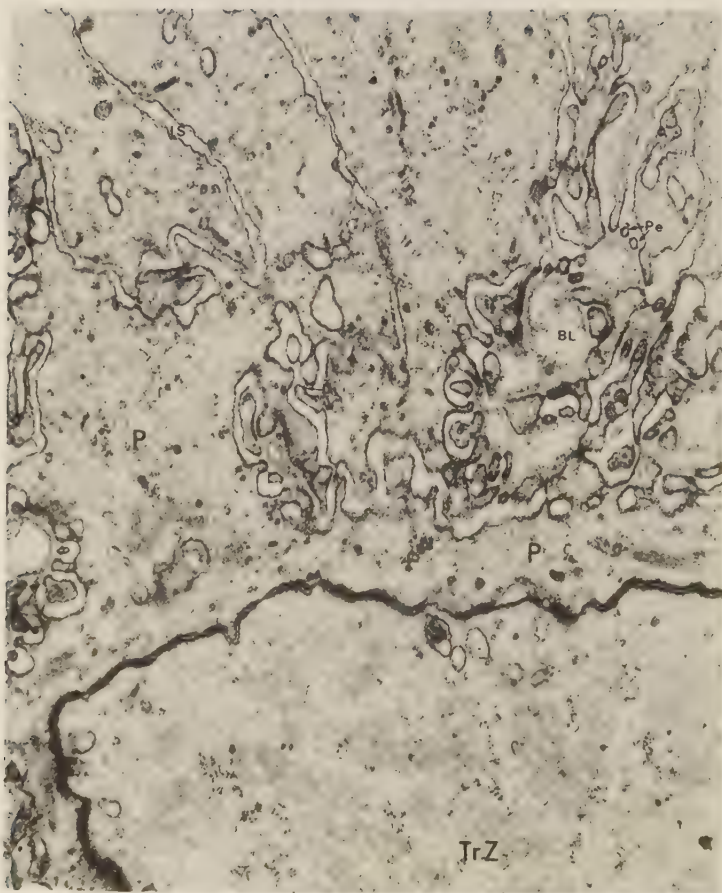


Abb.20c Vordere Trichterzelle - Epithelzellen des Sacculus .
Vergr. 28500 x

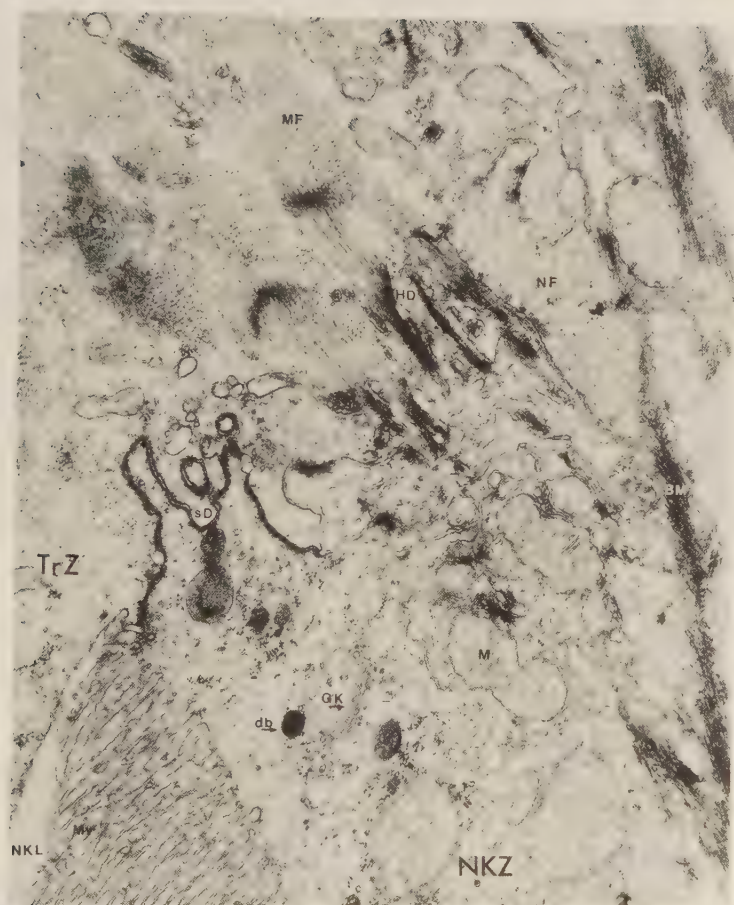


Abb.20d Hintere Trichterzelle - Epithelzelle des proximalen Nephridialkanals . Zellgrenze mit septierten Desmosomen (sd) und Half - Desmosomen (HD) . Vergr. 28500 x

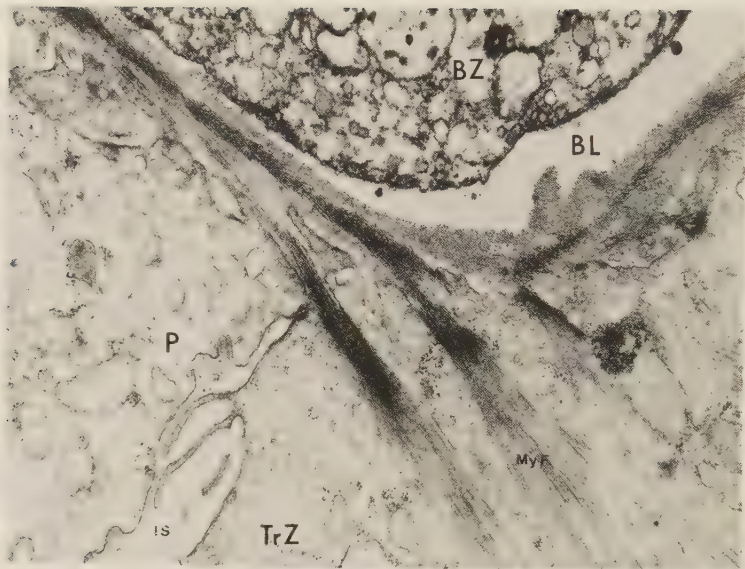


Abb. 20e Vordere Trichterzelle - Sacculusepithelzelle .
Vergr. 28500 x

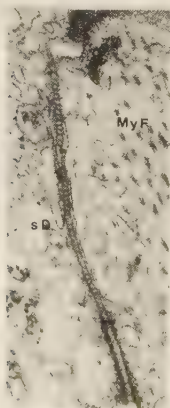


Abb. 20f Vergr. 84000 x



Abb. 20g Vergr. 56000 x

Abb. 20f - g Septierte Desmosomen zwischen zwei Trichterzellen.

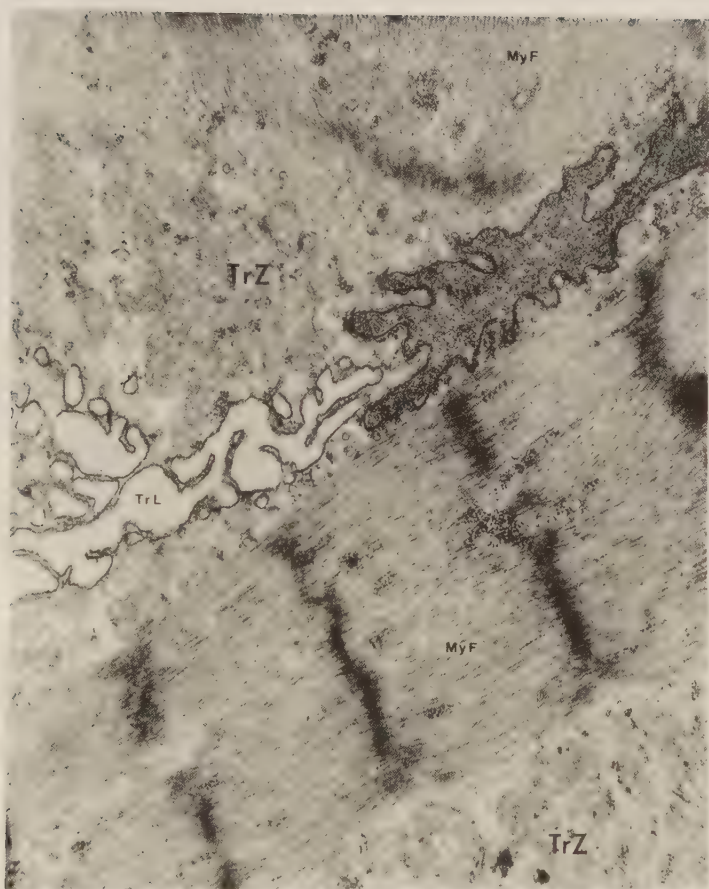


Abb.21 Längsschnitt durch ein Myofibrillenbündel einer Trichterzelle . Vergr. 28500 x

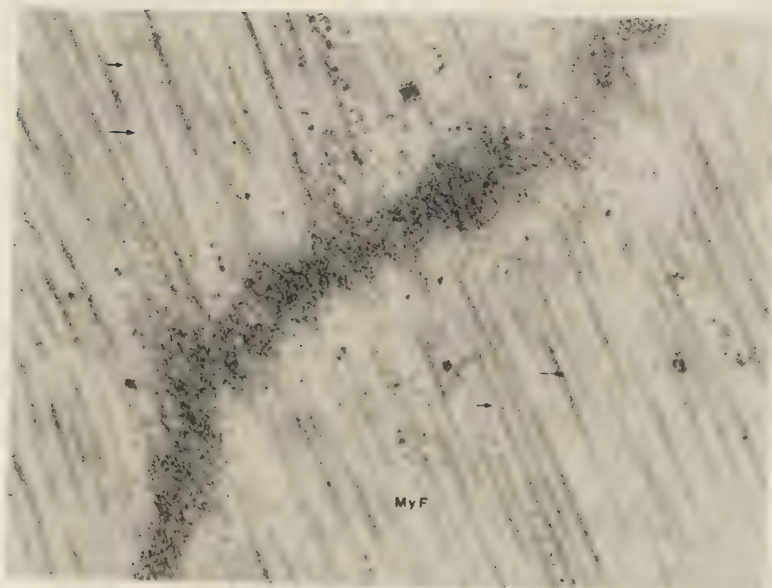


Abb. 22a

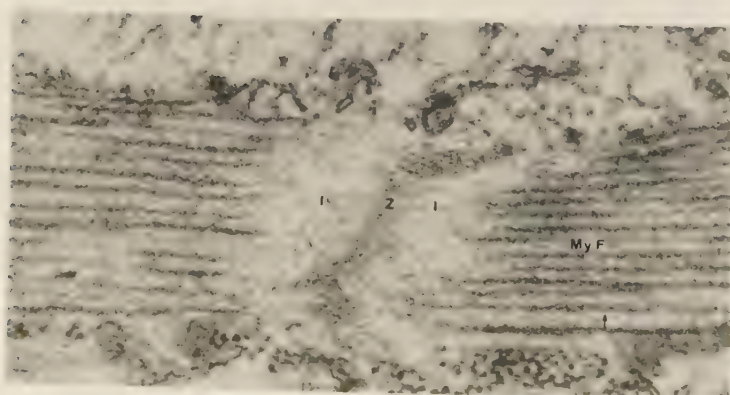


Abb. 22b

Abb. 22a - b Längsschnitte durch Myofilamente . Vergr. 84000 x
 (→) dünnes Filament ; (→) dickes Filament

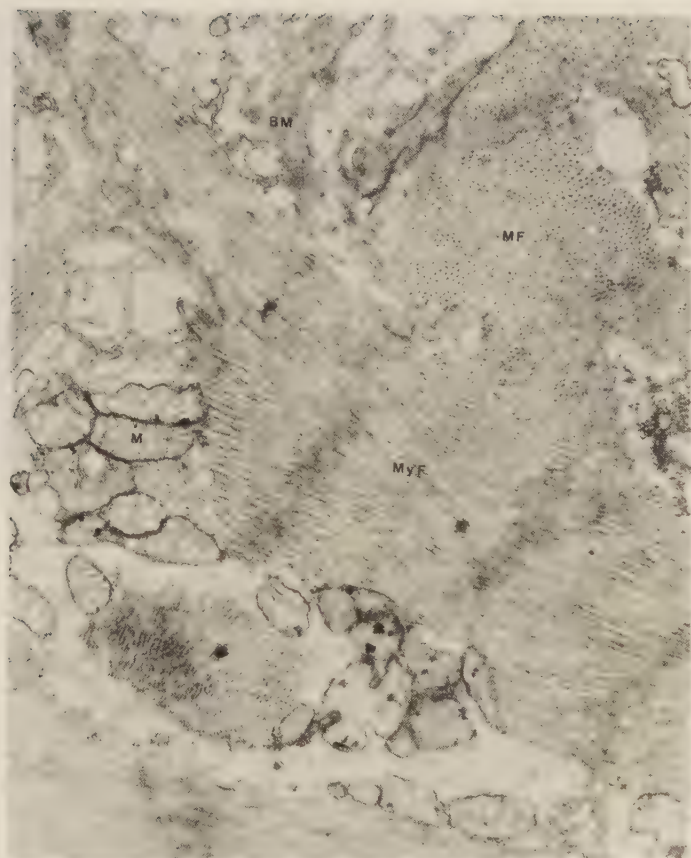
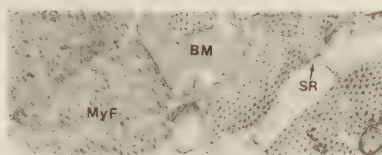


Abb.23a Ausschnitt aus dem basalen Bereich einer hinteren Trichterzelle . Vergr. 28500 x

Abb.23b Kollagenfasern der Basalmembran . Vergr. 28500 x



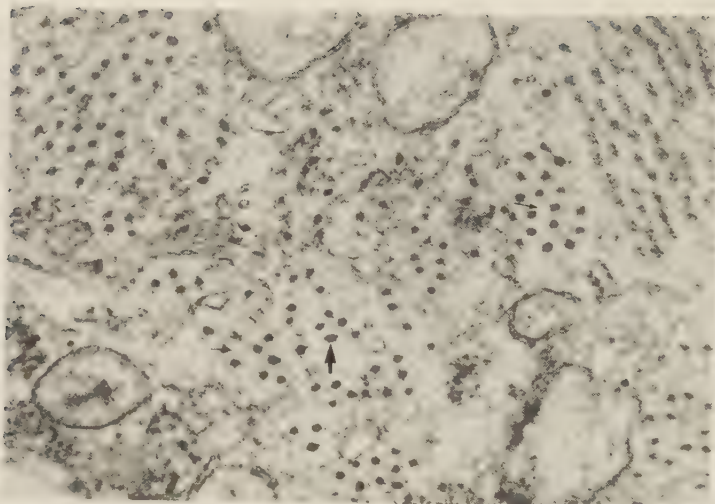


Abb. 24a Vergr. 84000 x

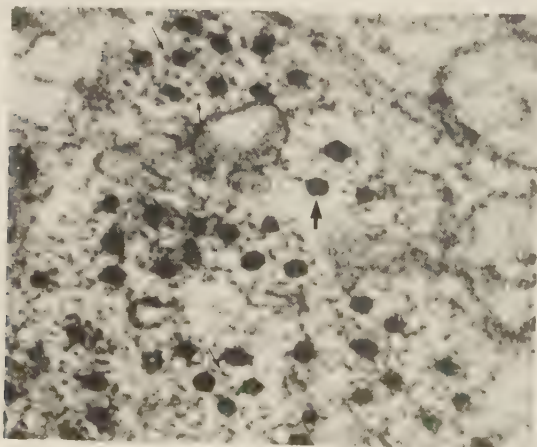


Abb. 24b Vergr. 183000 x

Abb. 24a - b Querschnitte durch Myofilamente

(→) "Actin"-Filamente

(➡) "Myosin"-Filamente

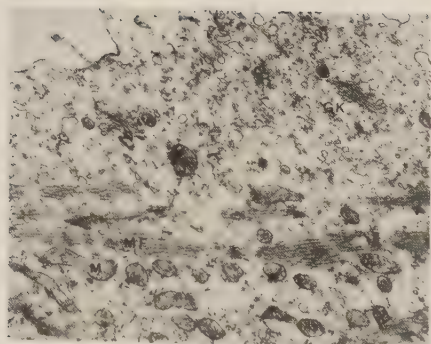


Abb.25a Peripherer Bereich einer Trichterzelle . Vergr. 14250 x

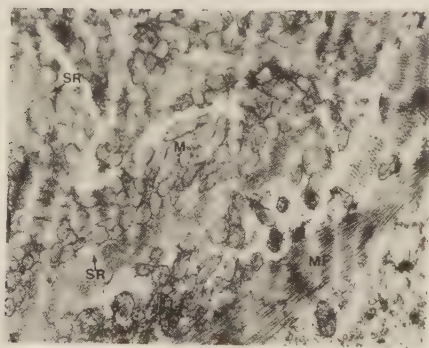


Abb.25b Basaler Bereich einer Trichterzelle . Vergr. 14250 x

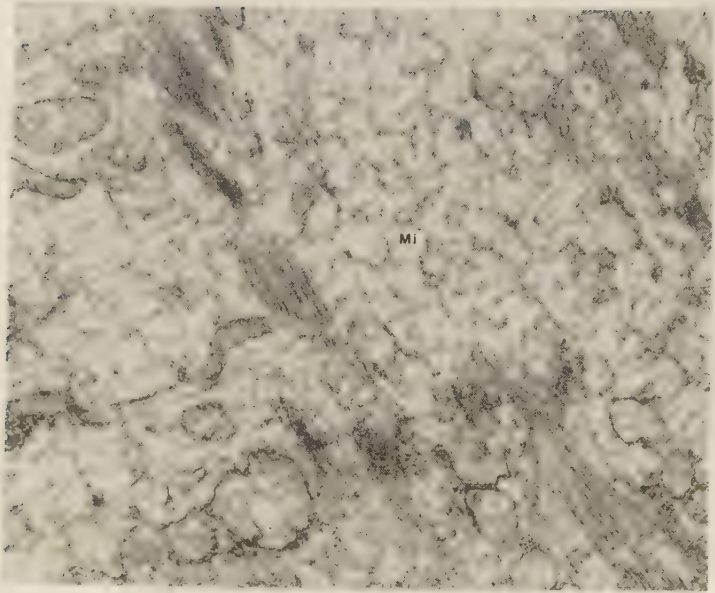


Abb. 25c Vergr. 28500 x

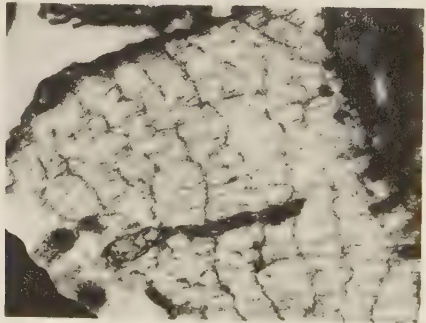


Abb. 25d Vergr. 14250 x

Abb. 25c und d Mikrotubulizonen der Trichterzellen .

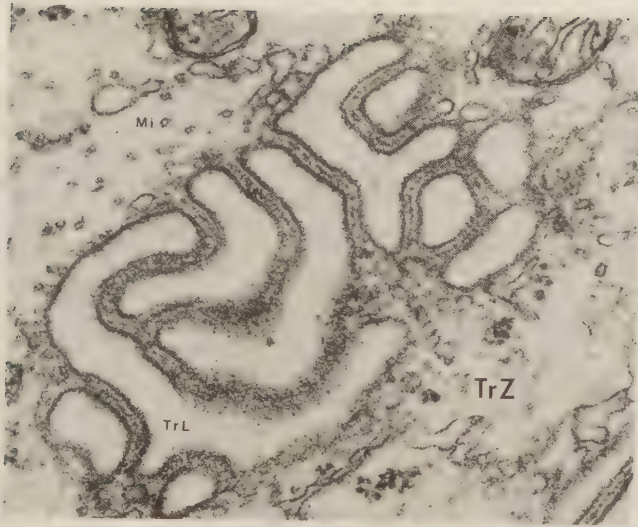


Abb.26 Mikroleisten einer Trichterzelle . Vergr. 84000 x

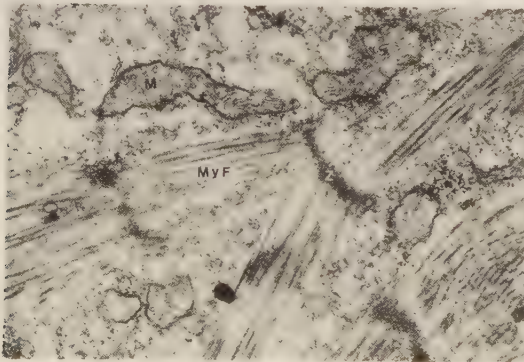


Abb.27 Myofilamente einer Trichterzelle . Vergr. 28500 x

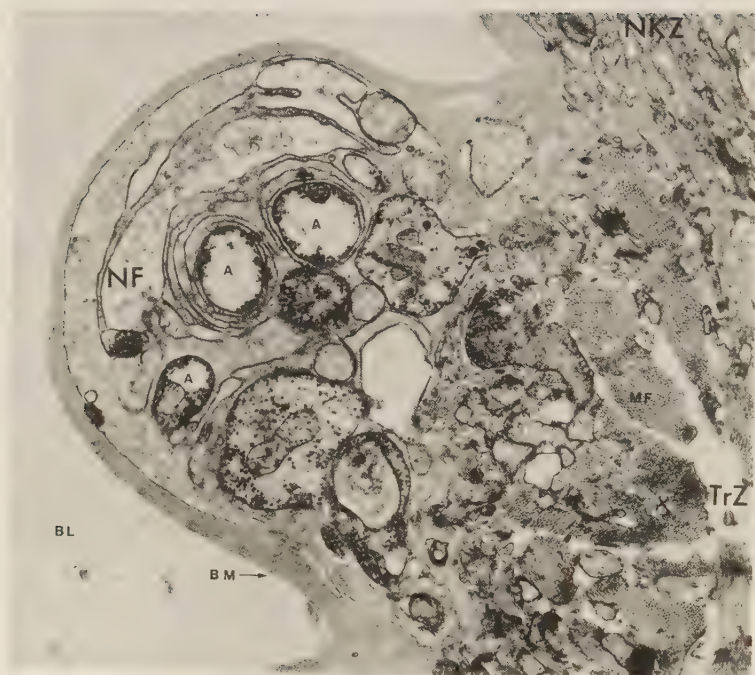


Abb.28 Querschnitt durch eine Nervenfaser am Trichterapparat .
Vergr. 13800 x

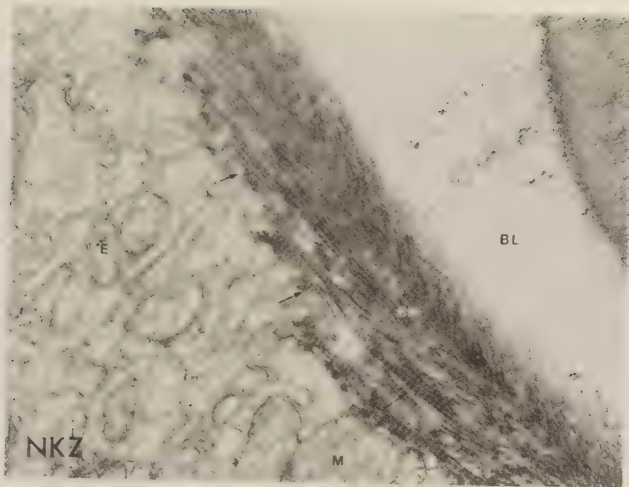


Abb.29a Vergr. 28500 x

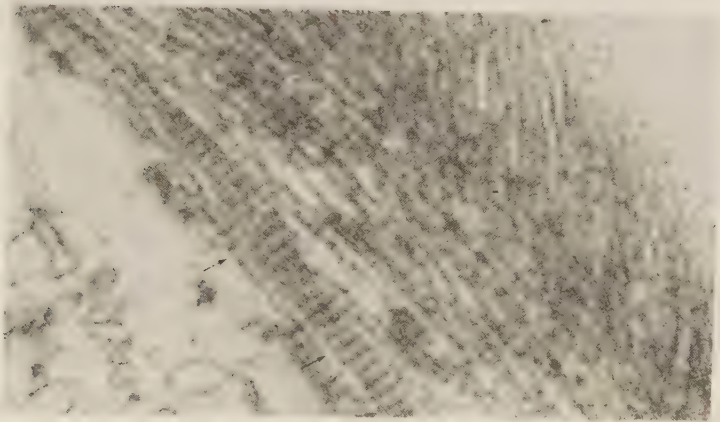


Abb.29b Vergr. 84000 x

Abb.29a und b Basalmembran mit Kollagenfasern (→) am distalen Nephridialkanal .



Abb.30 Längsschnitt durch Epithelzellen des proximalen Nephridialkanals und durch "Drüsenzellen" . Vergr. 5400 x

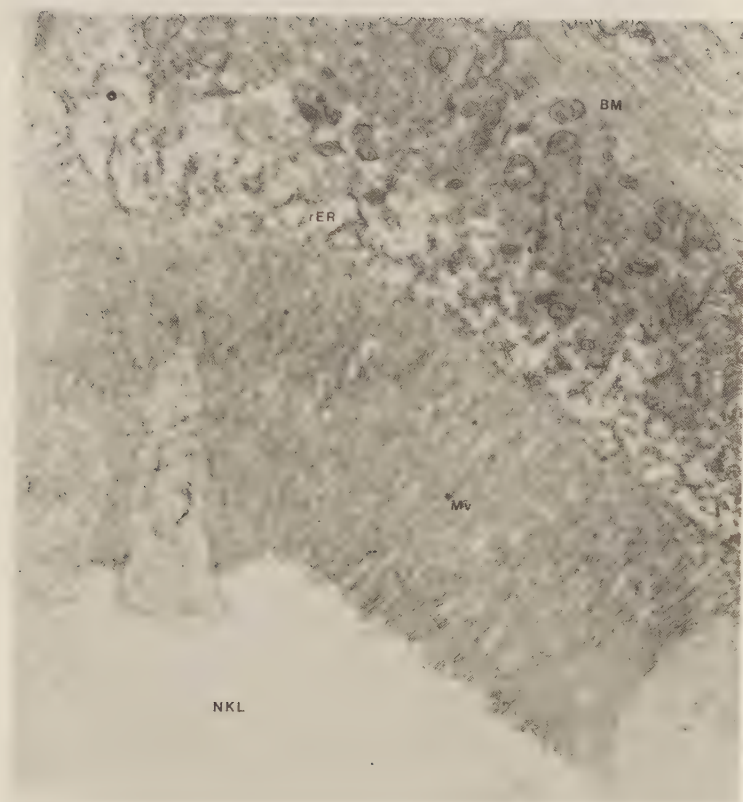


Abb.31 Längsschnitt durch Epithelzellen des proximalen Nephridialkanals . Vergr. 13800 x

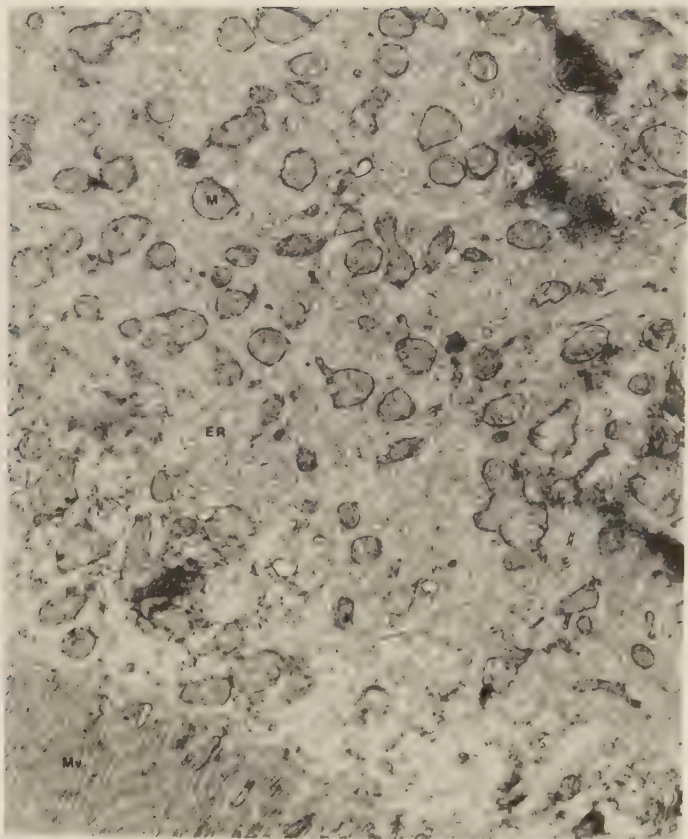


Abb.32 Längsschnitt durch Epithelzellen des proximalen Nephridialkanals . Vergr. 13800 x

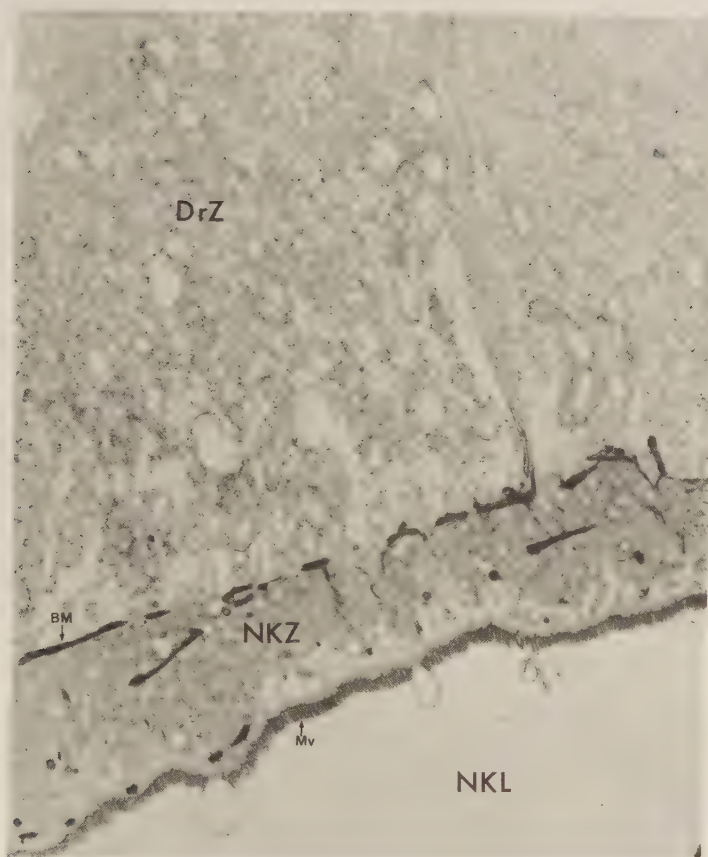


Abb.33 Längsschnitt durch Epithelzellen des distalen Nephridialkanals mit "Drüsenzellen" . Vergr. 5400 x

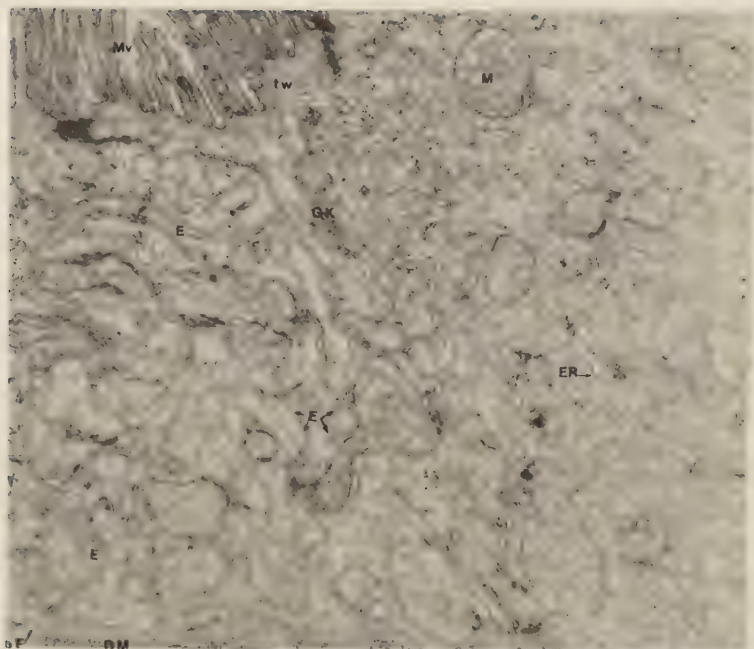


Abb.34

Vergr. 28500 x

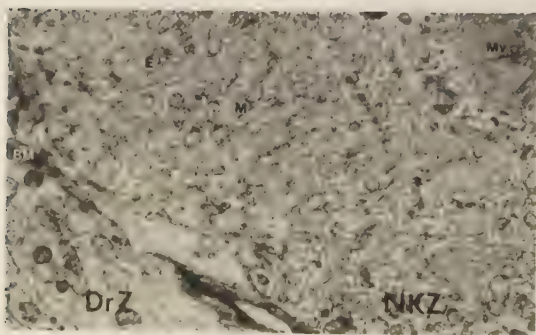


Abb.35

Vergr. 5400 x

Abb.34 und 35 Längsschnitte durch Epithelzellen des distalen Nephridialkanals .



Abb.36 Längsschnitt durch Epithelzellen des distalen Nephridialkanals . Vergr. 28500 x

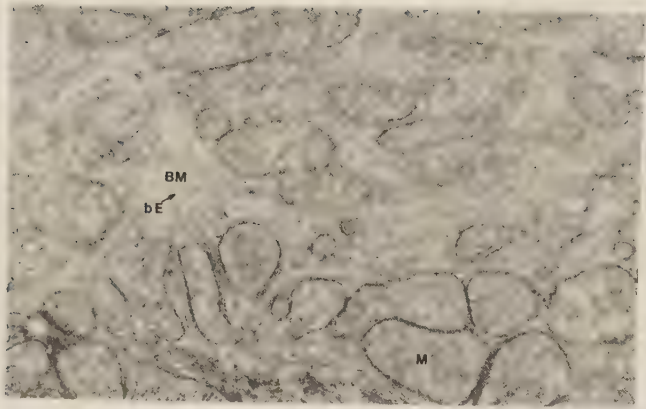


Abb.37a Basale Einfaltungen der Epithelzellen des proximalen Nephridialkanals . Vergr. 23000 x

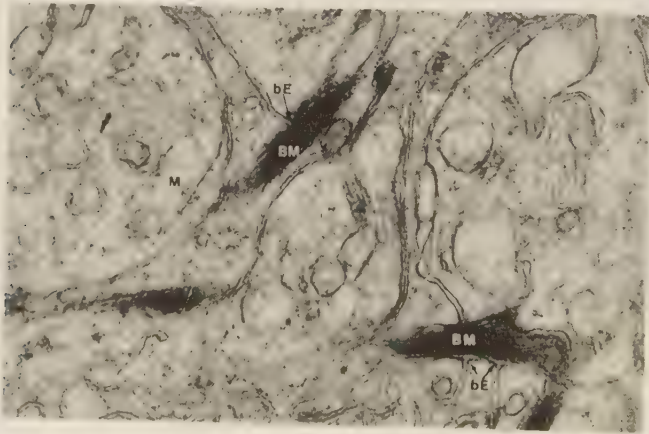


Abb.37b Basale Einfaltungen der Epithelzellen des distalen Nephridialkanals . Vergr. 28500 x

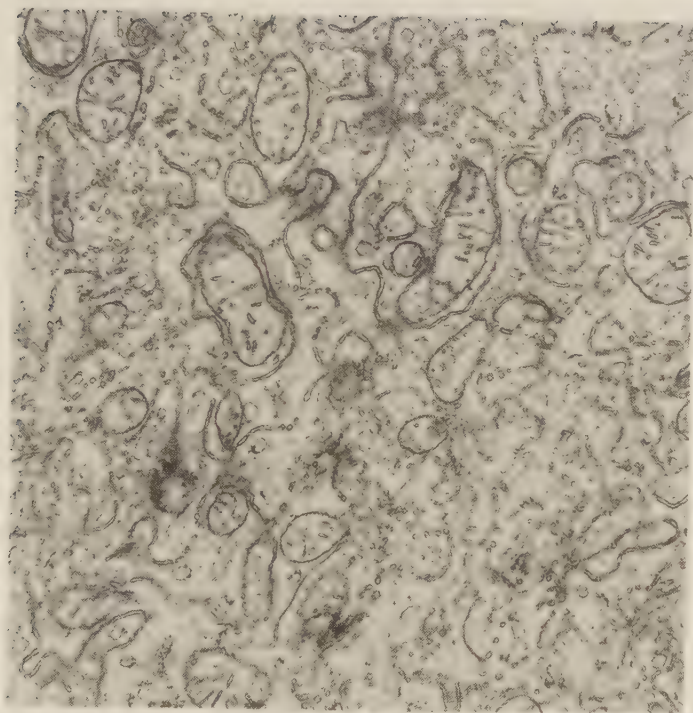


Abb.38a Membranstrukturen im basalen Bereich der Epithelzellen
des distalen Nephridialkanals . Vergr. 28500 x

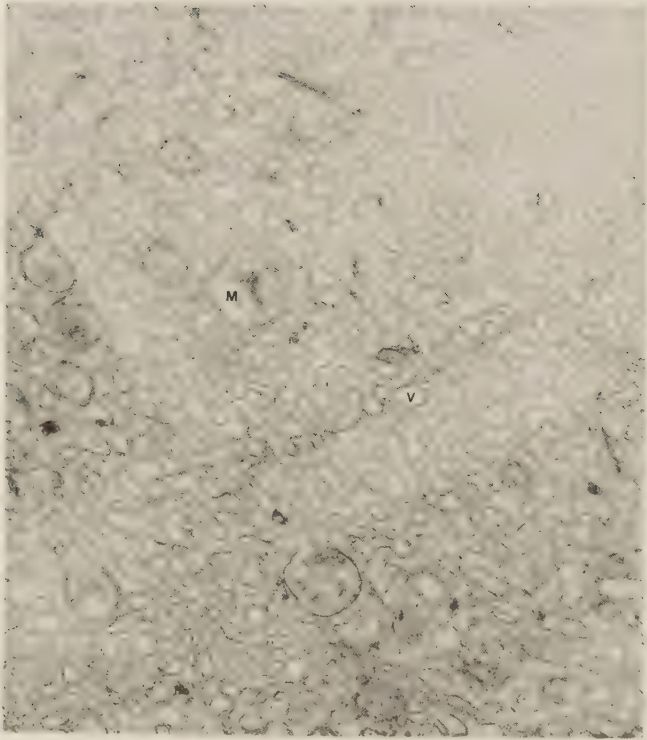


Abb.38b Membranstrukturen im basalen Bereich der Epithelzellen des distalen Nephridialkanals . Vergr. 13800 x

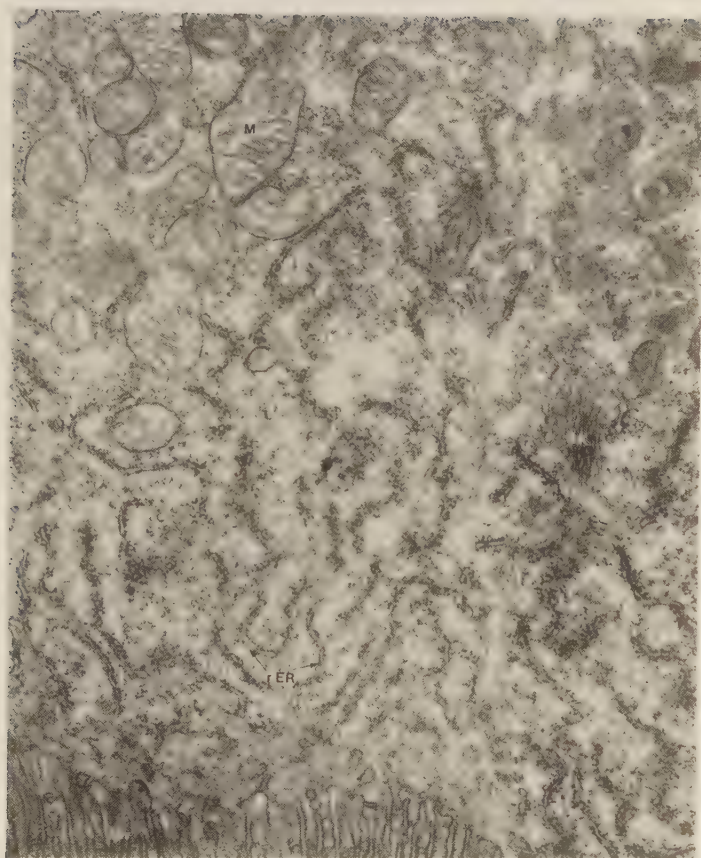


Abb.39 Intermediäre Zone einer proximalen Nephridialkanalzelle
Vergr. 28500 x

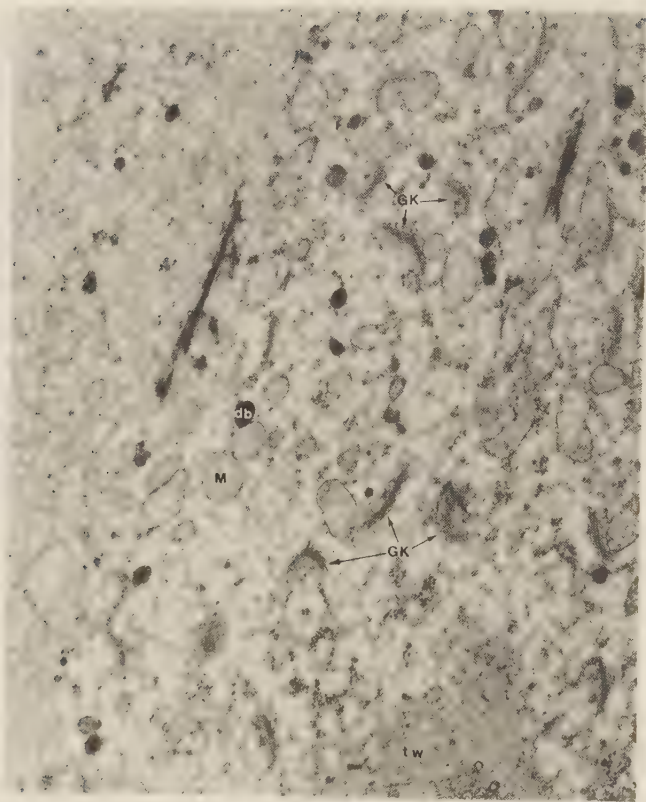


Abb.40 Intermediäre Zone einer proximalen Nephridialkanal-
zelle . Vergr. 13800 x

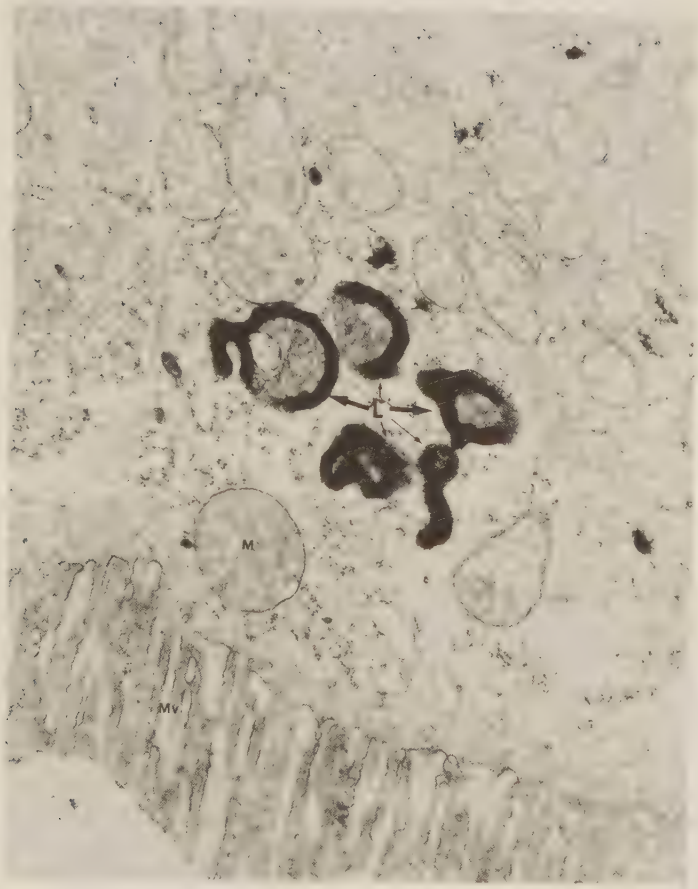


Abb.41 Intermediäre Zone einer distalen Nephridialkanalzelle.
Vergr. 28500 x

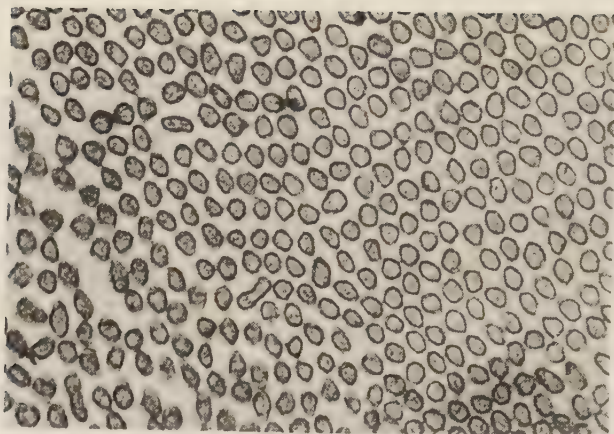


Abb.42a Querschnitt durch Mikrovilli des proximalen Nephridialkanals . Vergr. 54000 x

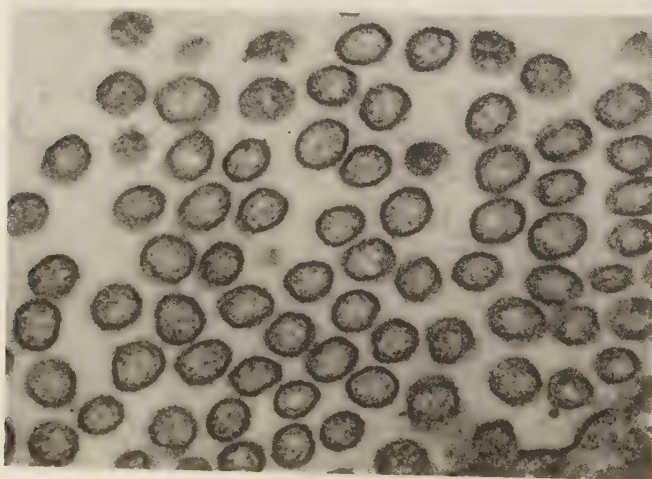


Abb.42b Querschnitt durch Mikrovilli des distalen Nephridialkanals . Vergr. 84000 x

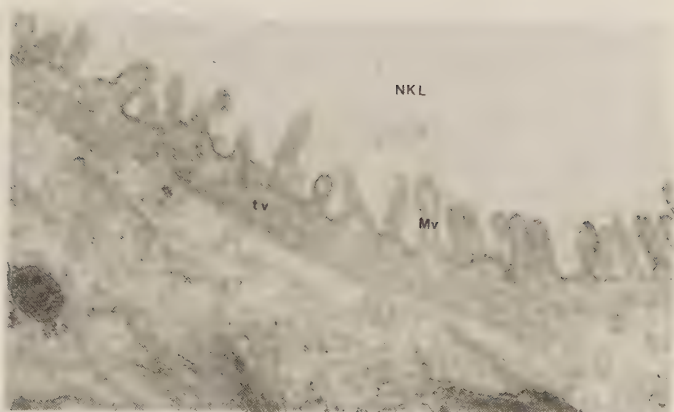


Abb.43 Terminal web einer distalen Nephridialkanalzelle .
Vergr. 28500 x

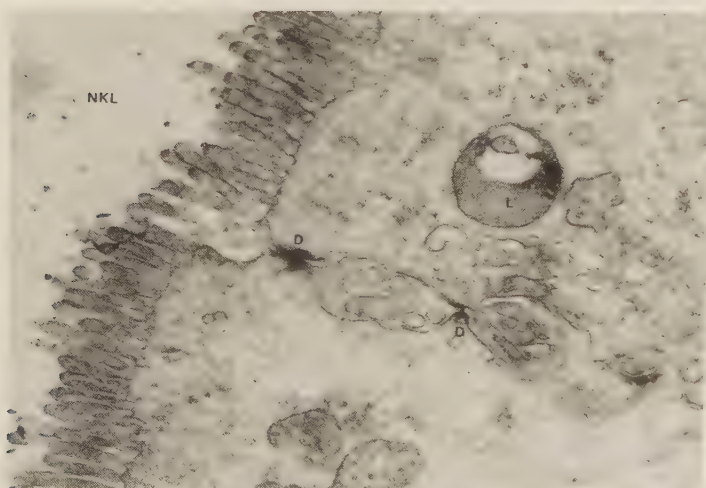


Abb.44a Zellgrenze zwischen zwei Epithelzellen des distalen
Nephridialkanals . Vergr. 28500 x

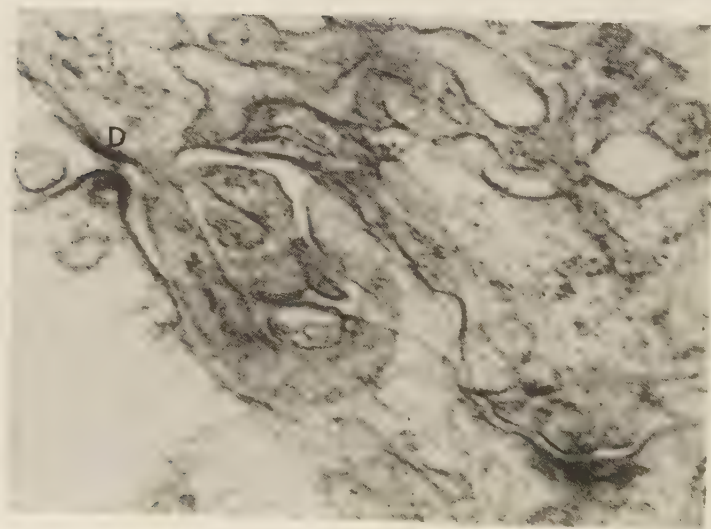


Abb. 44b und 44c (Ausschnitte aus 44a) . Laterale Ausstülpungen und Desmosomen . Vergr. 84000 x

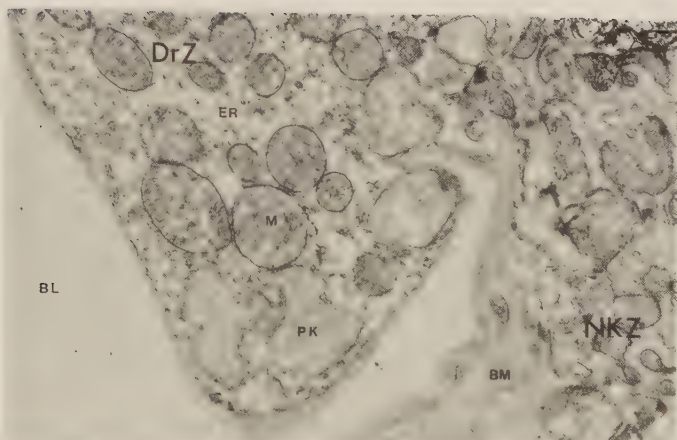


Abb. 45 Ausschnitt aus einer "Drüsenzelle" . Vergr. 13800 x

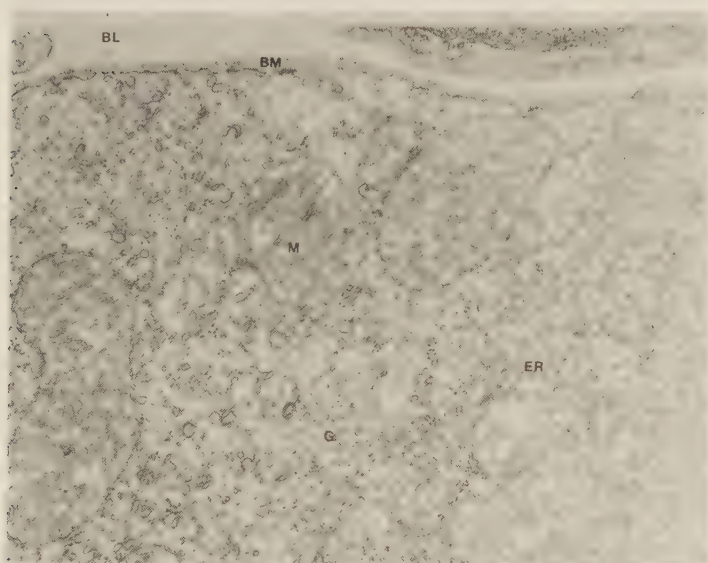


Abb. 46 Ausschnitt aus einer "Drüsenzelle" . Vergr. 28500 x

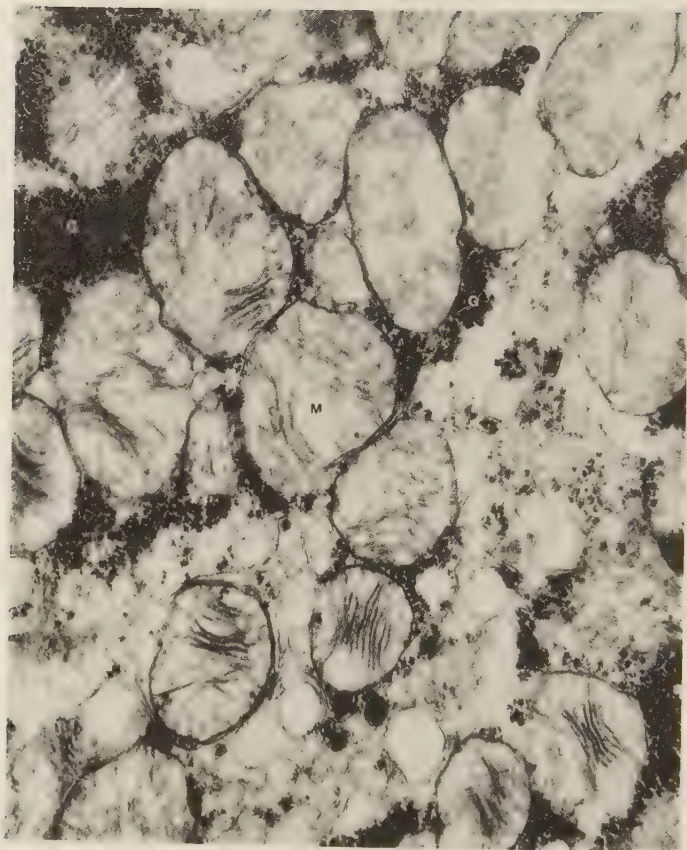


Abb.47 Ausschnitt aus einer "Drüsenzelle" (Gam.duebeni).
Vergr. 28500 x

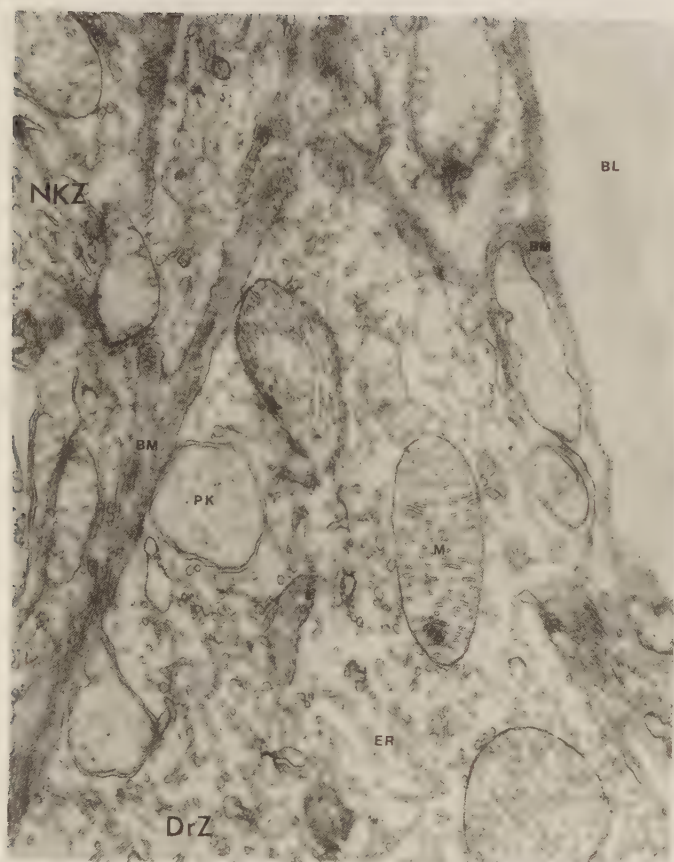


Abb.48 Ausschnitt aus einer "Drüsenzelle" . Vergr. 28500 x

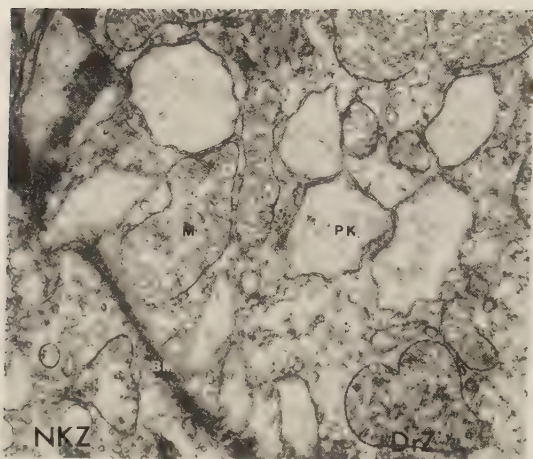


Abb.49 Ausschnitt aus einer "Drüsenzelle" . Vergr. 19000 x

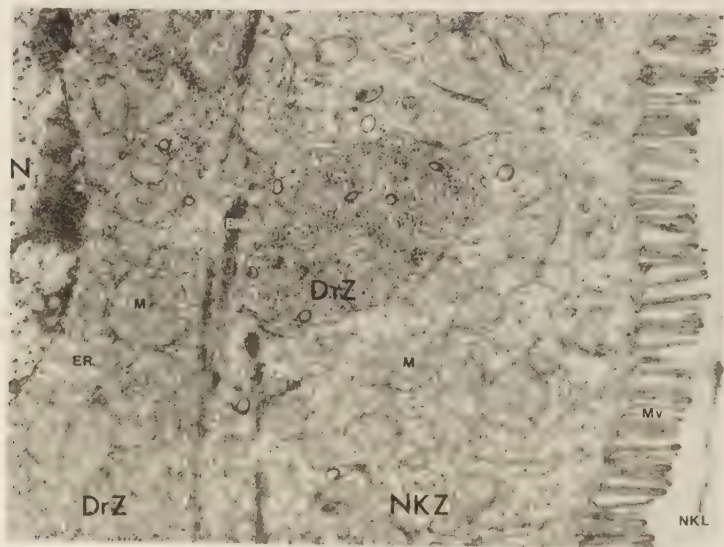


Abb.50 Ausstülpung einer "Drüsenzelle" in das Epithel des distalen Nephridialkanals . Vergr. 13800 x

Abb.51a

Vergr. 54000 x

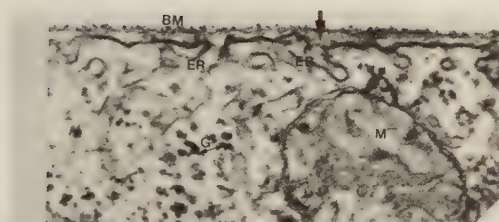


Abb.51b

Vergr. 84000 x

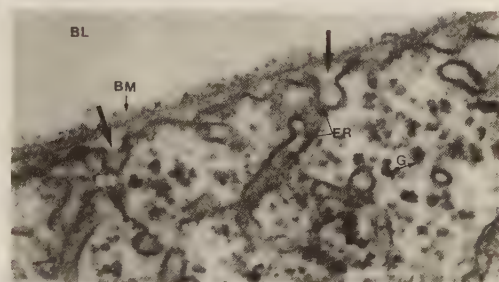


Abb.51c

Vergr. 84000 x

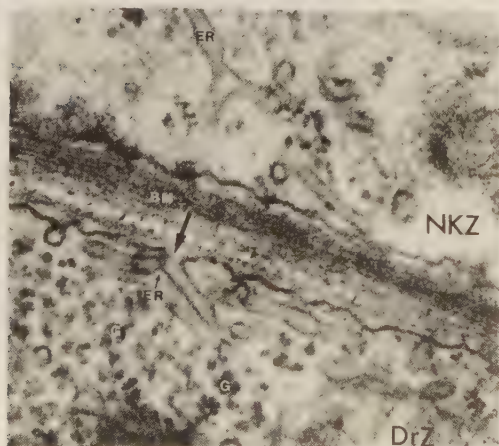


Abb.51a - c Ausschnitte aus "Drüsenzellen" . Zellmembran - Endoplasmatisches Reticulum (←) .



Abb.52 Querschnitt durch eine Papille mit Ausführgang.
Vergr. 480 x

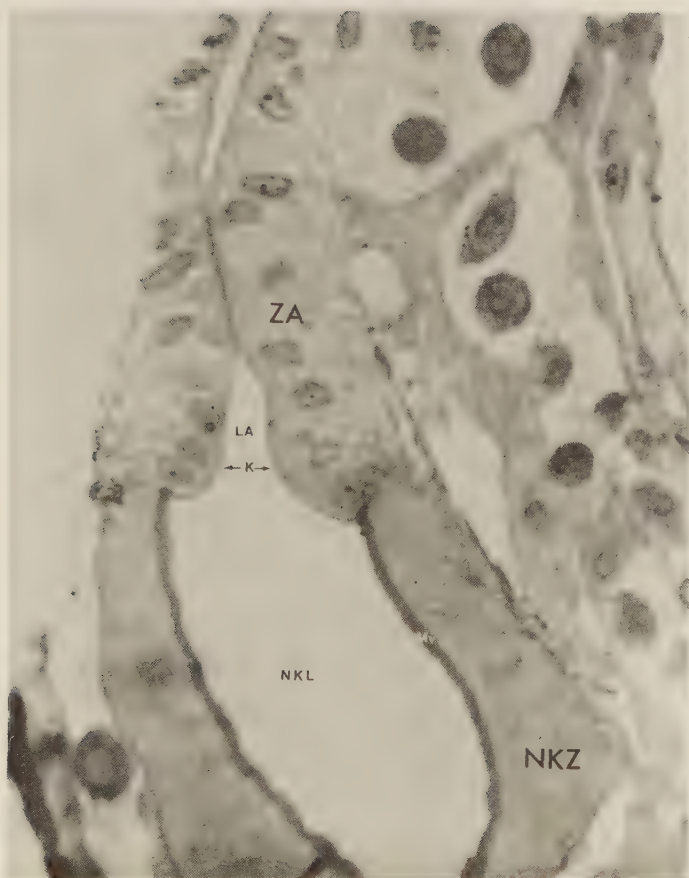


Abb.53 Übergang distaler Nephridialkanal - Ausführgang .
Vergr. 750 x



Abb. 54 Querschnitt durch den Ausführungsgang . Vergr. 3600 x

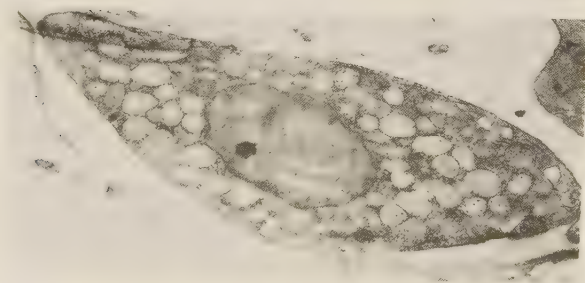


Abb. 55 Drüsenzelle im Ausführungsgang . Vergr. 13800 x

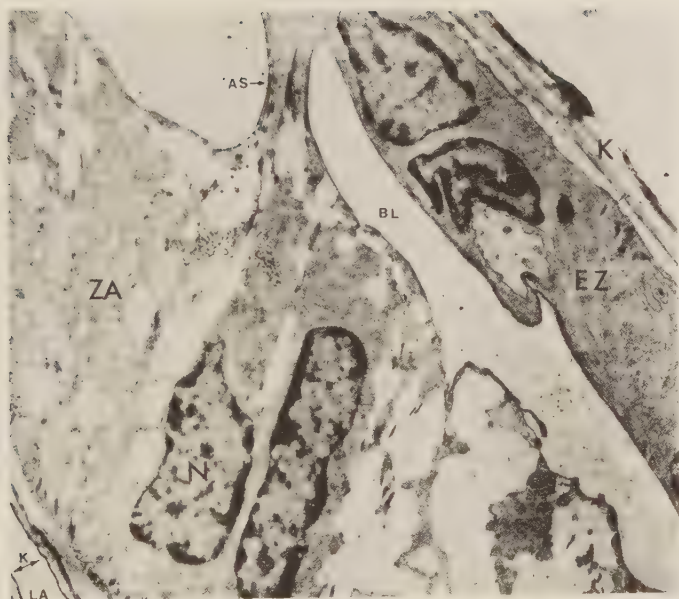


Abb.56 Querschnitt durch das Epithel des Ausführungsganges mit Aufhängevorrichtung an der Epidermis . Vergr. 5400 x

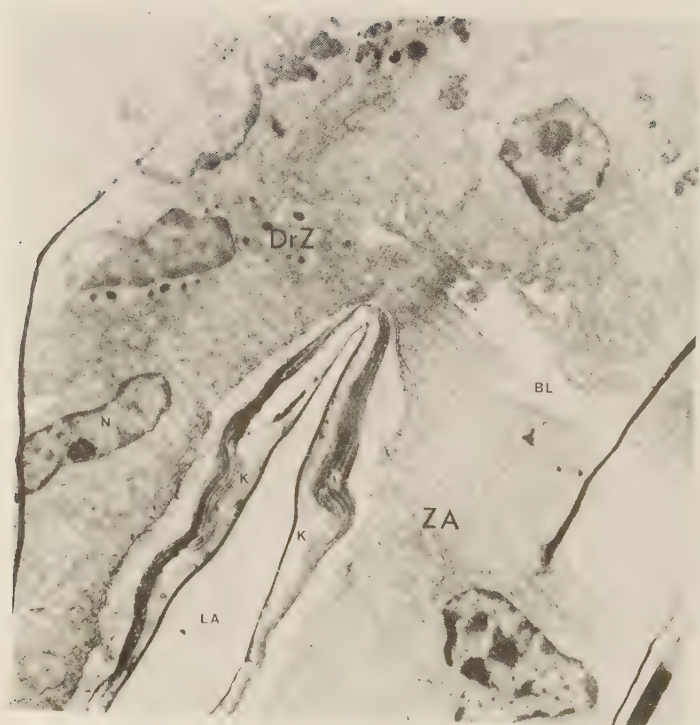


Abb.57 Zellen des Ausführorganges . Vergr. 5400 x

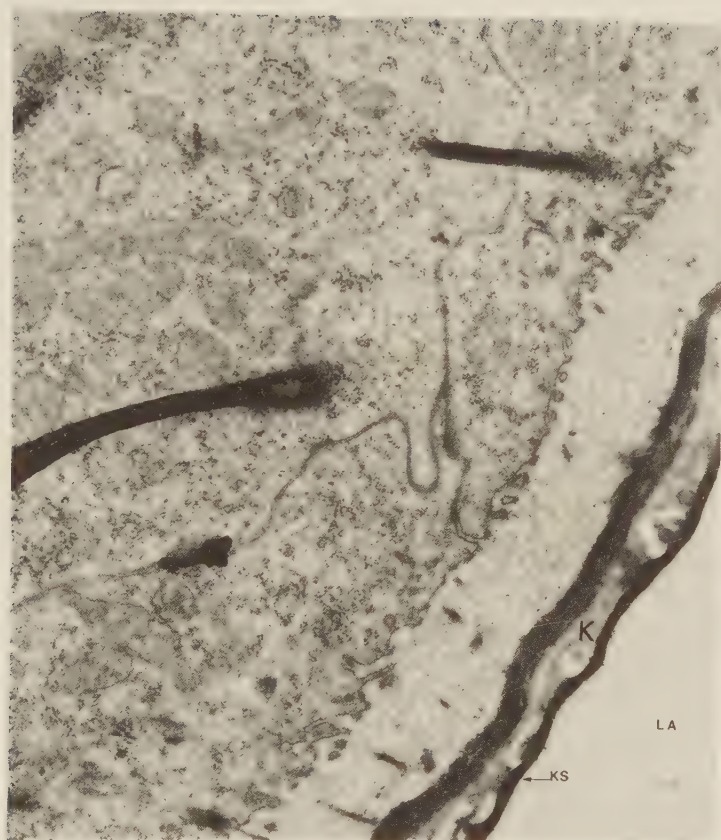


Abb. 58 Apikaler Bereich der Epithelzellen des Ausführorgans
(mit Kutikulaschicht zum Lumen hin). Vergr. 28500 x

Lebenslauf

Am 13. 9. 1942 wurde ich als dritte Tochter des Kaufmanns Wilhelm Benninghoven und seiner Ehefrau Hedwig geb. Schröder in Berlin geboren.

Von 1948 - 1954 besuchte ich die Riemeisterschule in Zehlendorf, von 1954 ~ 1961 die Gertraudenschule in Dahlem, an der ich 1961 die Reifeprüfung ablegte.

Im SS 1961 begann ich das Studium der Zoologie an der Freien Universität Berlin. Im November 1963 bestand ich das Vordiplom mit der Gesamtnote "gut". Im SS 1964 studierte ich an der Universität in Innsbruck Zoologie und Botanik. Vom WS 1964/65 bis zum SS 1969 setzte ich das Studium wieder an der Freien Universität fort, wo ich im Juli 1969 das Staatsexamen in den Fächern Biologie, Chemie und Pädagogik mit der Gesamtnote "gut" ablegte.

Vom Oktober 1970 bis September 1975 war ich als Assistentin am Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle Morphologie tätig. Im Sommer 1972 begann ich unter der Anleitung von Herrn Professor Dr. G. Kümmel an meiner Dissertation über die Struktur und Funktion der Antennendrüsen einiger Gammariden zu arbeiten.

Von meinen Lehrern in Zoologie möchte ich die Herren Professoren Günther, Herter, Kemper, Peus, Ulrich, Urich und meinen Doktorvater Professor Dr. Kümmel hervorheben.

